

SÉRIE A, n° 1607

N° D'ORDRE : 2473

THÈSES

PRÉSENTÉES

A LA FACULTÉ DES SCIENCES DE L'UNIVERSITÉ DE PARIS

POUR OBTENIR

LE TITRE DE DOCTEUR ÈS SCIENCES NATURELLES

PAR

Daniel AUGER

1^{re} THÈSE. — Comparaison entre la rythmicité des courants d'action cellulaires chez les végétaux et chez les animaux.

2^e THÈSE. — Propositions données par la Faculté.

Soutenues le - 6 FEVR 1935, devant la Commission d'examen

Président : M. L. LAPICQUE.

Examineurs : { M. H. LAUGIER
 { M. R. COMBES.

PARIS

HERMANN & C^{ie}, ÉDITEURS

6, rue de la Sorbonne

1935

SÉRIE A, n° 1607
N° D'ORDRE : 2473

THÈSES

PRÉSENTÉES

A LA FACULTÉ DES SCIENCES DE L'UNIVERSITÉ DE PARIS

POUR OBTENIR

LE TITRE DE DOCTEUR ÈS SCIENCES NATURELLES

PAR

Daniel AUGER

1^{re} THÈSE. — Comparaison entre la rythmicité des courants d'action cellulaires chez les végétaux et chez les animaux.

2^e THÈSE. — Propositions données par la Faculté.

Soutenues le

1935, devant la Commission d'examen

Président : M. L. LAPICQUE.

Examineurs : { M. H. LAUGIER
 { M. R. COMBES.

PARIS

HERMANN & C^{ie}, ÉDITEURS

6, rue de la Sorbonne

1935

FACULTÉ DES SCIENCES DE L'UNIVERSITÉ DE PARIS

MM.

Doyen honoraire . . . M. MOLLIARD.

Doyen C. MAURAIN, *Professeur*, Physique du globe.

<i>Professeurs honoraires</i>	{	H. LE CHATELIER. H. LEBESGUR. A. FERNBACH. A. LEDUC. EMILE PICARD. Rémy FERRIER.	LÉON BRILLOUIN. GOURSAT. WALLERANT. GUILLET. PÉCHARD. FREUNDLER.	AUGER. BLAISE. DANGEARD. JANET. LESPIKAU. MARQUIS. MOUTON.
-------------------------------	---	---	---	--

PROFESSEURS

G. BERTRAND . . .	T	Chimie biologique.	A. DUFOUR . . .	T	Physique (P. C. B.).
M. CAULLERY . . .	T	Zoologie (Evolution des êtres organisés).	L. DUNOYER . . .		Optique appliquée.
G. URBAIN . . .	T	Chimie générale.	A. GUILLIERMOND	T	Botanique (P. C. B.)
Emile BOREL . . .	T	Calcul des probabilités et Physique mathém.	M. JAVILLIER . .		Chimie biologique.
Jean PERRIN . . .	T	Chimie physique.	L. JOLEAUD . . .		Paléontologie.
H. ABRAHAM . . .	T	Physique.	ROBERT-LÉVY . .		Zoologie.
E. CARTAN . . .	T	Géométrie supérieure.	F. PICARD . . .		Zoologie (Evolution des êtres organisés).
M. MOLLIARD . . .	T	Physiologie végétale.	Henri VILLAT . .		Mécanique des fluides et applications.
L. LAPICQUE . . .	T	Physiologie générale.	Ch. JACOB . . .	T	Géologie.
E. VESSIOT . . .	T	Mécanique analytique et Mécanique céleste.	P. PASCAL . . .	T	Chimie minérale.
A. COTTON . . .	T	Recherches Physiques.	M. FRÉCHET . . .	T	Mécanique des Probabilités et Physique mathématique.
J. DRACH . . .	T	Analyse supérieure et algèbre supérieure.	E. ESCLANGON . .	T	Astronomie.
Charles FABRY . .	T	Enseignement de Physique	M ^{me} RAMART-LUCAS.	T	Chimie organique.
Charles PÉREZ . .	T	Zoologie.	H. BÉGIN . . .	T	Mécanique physique et expérimentale.
Léon BERTRAND . .	T	Géologie structurale et géologie appliquée.	Foch		Mécanique expérimentale des fluides.
P. PORTIER . . .	T	Physiologie comparée.	PAUTHENIER . . .		Physique (P. C. B.).
E. RABAUD . . .	T	Biologie expérimentale.	De BROGLIE . . .	T	Théories physiques.
M. GUICHARD . . .		Chimie minérale.	CHRÉTIEN . . .		Optique appliquée.
Paul MONTEL . . .	T	Théorie des fonctions et théorie des transformations.	P. JOB		Chimie générale.
P. WINTREBERT . .	T	Anatomie et histologie comparées.	LABROUSTE . . .		Physique du Globe.
L. BLARINGHEM . .	T	Botanique.	PRENANT		Zoologie.
O. DUBOSCQ . . .	T	Biologie maritime.	VILLEY		Mécanique physique et expérimentale.
G. JULIA	T	Application de l'analyse à la Géométrie.	BOHN		Zoologie (P. C. B.).
C. MAUGUIN . . .	T	Minéralogie.	COMBES		Botanique.
A. MICHEL-LÉVY . .		Pétrographie.	GARNIER		Calcul différentiel.
H. BÉNARD . . .	T	Mécanique expérimentale des fluides.	PÉRÈS		Mécanique des fluides.
A. DENJOY . . .	T	Calcul différentiel et calcul intégral.	HACKSPILL . . .		Chimie (P. C. B.).
L. LUTAUD . . .	T	Géographie physique et géologie dynamique.	LAUGIER		Physiologie générale.
Eugène BLOCH . .	T	Physique théorique et physique céleste.	TOUSSAINT . . .		Technique Aéronautique.
G. BRUHAT . . .		Physique.	M. CURIE		Physique (P. C. B.).
E. DARMOIS . . .		Physique.	G. RIBAUD . . .	T	Hautes températures.
A. DEBIERNE . . .	T	Radioactivité.	CHAZY	T	Mécanique rationnelle.
			GAULT		Chimie (P. C. B.).
			CROZE		Physique.
			DUPONT	T	Théories chimiques.
			LANQUINE . . .		Géologie.
			VALIRON		Mathématiques générales.

Secrétaire A. PACAUD.

Secrétaire honoraire . . . D. TOMBECK.



A MON MAITRE

M. LOUIS LAPICQUE

Professeur de Physiologie générale à la Sorbonne
Membre de l'Académie de Médecine
Membre de l'Institut

En témoignage d'admiration et de respect.

A M. HENRI PIÉRON

Professeur au Collège de France et à l'Institut de Psychologie
de l'Université de Paris

Directeur du Laboratoire de Psychologie de la Sorbonne
Co-directeur de l'Institut National d'Orientation professionnelle

Avec gratitude.



AVANT-PROPOS

L'ÉLECTROPHYSIOLOGIE a fait depuis ces vingt dernières années des progrès considérables. Une grande idée semble dominer particulièrement cette branche des sciences biologiques, c'est l'importance du temps dans les phénomènes vitaux.

Si on se demande la raison de ce développement, on peut reconnaître que les progrès de la technique électrique sont à sa base. Ils ont permis en effet de réaliser des instruments capables de mesurer avec précision l'électricité, aussi bien qualitativement que quantitativement. De plus, la plupart des phénomènes physico-chimiques qui aident à rendre compte des phénomènes physiologiques ayant des répercussions électriques, peuvent être enregistrés sous cet aspect par les instruments. L'excitabilité des tissus vivants a été l'objet d'études de plus en plus importantes, à partir du moment où l'excitant électrique a été appliqué ; c'est le seul en effet qui ne détériore pas les tissus vivants et qui soit dosable. C'est lui qui a permis de montrer l'importance du temps dans les phénomènes d'excitation.

Je ne puis citer tous les physiologistes qui se sont illustrés dans ces études ; je me contenterai de rappeler les noms de Engelmann, Hoorweg, Waller et Weiss. Lapicque [1] enfin a insisté particulièrement sur l'importance du temps en excitabilité ; il a mis en évidence un facteur nouveau du temps : la chronaxie, qui lui a permis, non seulement de classer les tissus vivants par rapport à leur rapidité fonctionnelle (chaque tissu étant caractérisé par une chronaxie bien déterminée) mais encore d'élaborer une théorie générale du fonctionne-

ment du système nerveux, basée sur cette notion de chronaxie. L'électrophysiologie a été étudiée à un autre point de vue également fort important : celui des courants électriques variables engendrés par les tissus vivants à l'état actif, et qu'on nomme courants d'action.

L'étude de ces courants d'action a pris un grand développement dans ces dix dernières années, grâce à l'invention, par Forest, de la lampe à trois électrodes, qui permet d'amplifier les phénomènes électriques variables sans les déformer. En effet, une des grandes difficultés, de l'enregistrement de ces courants d'action était, d'une part, la faible différence de potentiel engendrée par les tissus (quelques millivolts) et d'autre part, la grande rapidité du phénomène dans les tissus animaux (de l'ordre du millième de seconde). On possédait déjà des instruments dont le peu d'inertie permettait d'enregistrer des phénomènes électriques très rapides (oscillographe industriel et oscillographe cathodique), instruments peu sensibles par ailleurs, exigeant plusieurs volts pour dévier. La découverte de la lampe à trois électrodes a permis d'employer ces instruments pour l'enregistrement des phénomènes électriques vitaux. L'influx nerveux, en particulier, qui commande à distance la contraction musculaire, peut être enregistré en opérant même sur une seule fibre nerveuse. L'électrophysiologie végétale s'est développée parallèlement à l'électrophysiologie animale, dont elle ne fut d'ailleurs, au début, qu'une petite branche détachée, et comme une copie. C'est ainsi que Lapicque a pu caractériser les tissus végétaux par une chronaxie, de la même manière qu'il avait fait pour les tissus animaux. Enfin, on a pu déceler également, dans les végétaux, des différences de potentiel variables, et se propageant à la manière de l'influx nerveux et musculaire, avec cette différence, cependant, que tous ces phénomènes se développent beaucoup plus lentement dans le temps.

C'est l'étude de cette variation de différence de potentiel et plus particulièrement de ses manifestations rythmiques qui va faire l'objet de notre travail, ainsi que leur comparaison avec les mêmes phénomènes chez les tissus animaux. D'ailleurs tous les physiologistes qui se sont occupés de la question ont été frappés par la grande ressemblance de ces deux

ordres de phénomènes, et on peut même espérer à la suite d'Osterhout et de Bose, que l'étude des tissus végétaux pourra, sur certains points, éclaircir les problèmes qui se posent pour les tissus animaux. Les derniers travaux de Blinks sur *Valonia* et les Characées ne peuvent qu'encourager dans cette voie. On sait que ces travaux ont été rendus possibles grâce à la grande dimension des cellules des Characées et des *Valonias* (plusieurs centimètres de long sur 1 mm. de large pour les Characées) ; il n'en est pas de même pour les tissus animaux : si leurs cellules nerveuses peuvent atteindre plusieurs mètres de longueur, leur dimension transversale, de l'ordre du millième de millimètre, les rend peu propres à certaines études. Nous aurons l'occasion, d'ailleurs, de revenir sur ces questions.

En écrivant notre thèse, nous avons souhaité apporter une modeste contribution à l'étude de ces importants phénomènes.

Qu'il me soit permis ici de remercier M. L. Lapicque dont le cours si suggestif a éveillé en moi, comme chez tant d'autres, le goût de la physiologie, et dont les précieux encouragements et les critiques n'ont pas cessé de me soutenir et de me guider au cours de mes recherches, qui ont débuté à la Sorbonne, dans son laboratoire, et à son instigation.

Je suis heureux aussi de pouvoir remercier M. Henri Piéron, dont la vaste érudition et la curiosité étendue permettent qu'il s'intéresse avec compétence à des questions qui ne se rattachent pas directement à son enseignement.

C'est encore à M. Piéron que je dois d'avoir pu travailler au laboratoire de la fondation Singer-Polignac. Qu'il me soit permis ici de remercier la princesse de Polignac, dont la générosité a permis la fondation de ce Laboratoire, doté d'un outillage moderne, dont j'ai été heureux de pouvoir bénéficier pour mes recherches.

Je voudrais remercier aussi M. A. Mayer qui a bien voulu abandonner une salle de son Service pour y installer la fondation Singer-Polignac et qui, d'autre part, m'a souvent aidé d'une façon précieuse.

Je tiens aussi à remercier mon ami et collaborateur A. Fessard. Les travaux que nous avons faits en commun

sur les courants d'action rythmiques des tissus animaux ont été pour moi une base solide pour l'étude des phénomènes similaires chez les végétaux, et m'ont engagé à persévérer à travers de nombreuses difficultés expérimentales, dans l'espoir d'obtenir des résultats comparables à ceux que nous avaient fournis les tissus animaux. Mes efforts n'ont pas été vains, et j'ai pu réaliser des expériences montrant un parallélisme qui a pu être poussé fort loin, comme il apparaîtra dans les pages qui suivent.



PLAN

CHAPITRE 1. — Nous donnons, dans une brève introduction, quelques renseignements sur certains phénomènes physiologiques dont la connaissance générale est nécessaire pour la compréhension des phénomènes rythmiques.

CHAPITRE 2. — Caractéristiques du matériel employé et méthodes d'enregistrement du courant d'action.

CHAPITRE 3. — Phénomènes rythmiques chez les characées; l'évolution générale du rythme d'origine traumatique. Nous examinons ensuite brièvement les phénomènes rythmiques chez les végétaux supérieurs.

CHAPITRE 4. — Evolution générale des phénomènes rythmiques chez les tissus animaux, phénomènes provoqués dans les mêmes conditions que chez les characées.

CHAPITRE 5. — Introduction d'une onde supplémentaire dans un système rythmique, chez les characées et pour les tissus animaux.

CHAPITRE 6. — Jusqu'ici, nous avons considéré les pulsations soit naturelles, soit provoquées par traumatisme ou par l'action d'un agent chimique. Nous étudions maintenant les pulsations rythmiques provoquées par le courant constant.

CHAPITRE 7. — Les résultats exposés dans le chapitre 6 nous permettent de faire un parallèle entre le phénomène rythmique du cœur et les pulsations cellulaires végétales et animales.

CHAPITRE 8. — L'étude précédente nous permet de comprendre certains rythmes complexes des tissus végétaux et animaux; nous tentons, dans le présent chapitre, une interprétation de ces rythmes.

CHAPITRE 9. — L'ensemble des travaux précédents nous ayant révélé l'importance de la polarisation dans les phénomènes rythmiques, nous faisons ici l'étude de cette polarisation.

CHAPITRE 10. — Etude des blocages simples ou ne fonctionnant que dans un sens préférentiel, basée sur les faits exposés au chapitre 9.

CHAPITRE 11. — Les phénomènes étudiés précédemment révèlent l'existence d'un phénomène d'inhibition et d'un phénomène de forçage des blocages dus au courant constant. Etude de ces phénomènes, dont certaines particularités étaient connues déjà pour les tissus animaux. Ces deux phénomènes, en dehors de leur intérêt général, peuvent servir à expliquer certains groupements rythmiques déjà signalés.

CHAPITRE 12. — Nous avons cru pouvoir incorporer à notre travail l'étude des courants d'action graduables et non propagés, dont l'existence a déjà été signalée chez les animaux et que nous avons observée chez les characées. Il nous semble que le degré de généralité de ce phénomène justifie son introduction dans une étude comparée des phénomènes rythmiques.



CHAPITRE I

INTRODUCTION

Il semblerait logique d'introduire les études des pulsations électriques par celles que manifestent normalement certains tissus comme le cœur, chez les animaux, et le foliole du *Desmodium gyrans*, par exemple, chez les végétaux. Mais comme ces cas sont toujours compliqués par une structure cellulaire, les courants d'action que l'on recueille sont la résultante statistique d'un grand nombre de courants d'action élémentaires, correspondant à chaque cellule.

Le phénomène électrique est rendu plus complexe encore à cause des conductions qui se font, d'une cellule à l'autre, par des voies plus ou moins détournées. Pour ces raisons les tissus végétaux et animaux, qui présentent normalement une rythmicité, ne sont pas les plus favorables à l'expérimentation.

Il nous paraît donc plus indiqué d'étudier d'abord ces phénomènes rythmiques sur une seule cellule, ou à défaut sur un très petit nombre de cellules, en laissant de côté la question de savoir si l'origine de ces phénomènes est physiologique ou pathologique. Notre étude portera presque exclusivement sur les nerfs non myélinisés des crustacés, pour les animaux, et sur les cellules internodales de Characées, pour les végétaux. Ces tissus ne pulsent pas normalement, mais ils peuvent devenir le siège de courants d'action rythmiques, sous l'influence de certains agents physiques ou chimiques. Nous verrons comment l'étude de la rythmicité de ces tissus peut expliquer, dans une certaine mesure, l'automatisme physiologique des tissus plus complexes du cœur et du *Desmodium gyrans*.

Avant de commencer notre étude, il est nécessaire de

définir sommairement un certain nombre de manifestations électriques des tissus, sans entrer dans des détails théoriques sur leur origine.

Courant de repos ou de lésion.

Si on place à la surface d'un tissu homogène quelconque, végétal ou animal, deux électrodes impolarisables, on ne décèle pas de différence de potentiel, si l'on connecte ces deux électrodes à un galvanomètre sensible ; mais si on lèse le tissu d'une façon quelconque, sous l'une des électrodes, on pourra observer au galvanomètre une différence de potentiel, le point lésé étant négatif par rapport à l'autre (fig. 1).

La valeur de cette différence de potentiel est plus ou moins élevée selon les tissus. Chez les végétaux, elle est forte et voisine en moyenne de 0,1 V. Comme la résistance électrique des tissus végétaux est importante, la mesure de la différence de potentiel est quasiment électrométrique, alors que chez les tissus animaux, elle est affaiblie à cause de la dérivation du courant par le liquide conducteur qui baigne le tissu. Les potentiels des courants de lésion y sont donc généralement moins élevés que chez les végétaux ; cependant, sur le muscle des vertébrés, le potentiel de repos peut atteindre 0,08 V.

Pour les nerfs myélinisés, la valeur est encore plus faible, mais il faut tenir compte de la gaine de myéline qui entoure la matière vivante du nerf, et aussi des cellules accessoires comme les cellules de Schwann. Ces cellules, en même temps que le tissu conjonctif qui existe toujours en plus ou moins grande quantité dans les nerfs, sont des causes de dérivation qui faussent les déterminations, de sorte que le potentiel réel doit être beaucoup plus élevé que celui qu'on mesure. Pour les nerfs non myélinisés des crustacés, la différence de potentiel est voisine de 0,05 V. malgré l'effet de dérivation du liquide qui baigne le tissu. Celui-ci étant constitué par de l'eau de mer, doit avoir un effet de shunt beaucoup plus grand que le liquide physiologique des vertébrés, ce dernier étant en moyenne 10 fois moins concentré que l'eau de mer.

Courant d'action.

Examinons maintenant ce qui se passe dans les tissus lorsqu'ils entrent en activité. Plaçons deux électrodes : l'une *A* sur une partie saine du tissu, l'autre *B* sur une partie lésée (fig. 1).

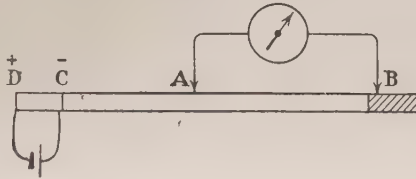


Fig. 1. — Schéma de l'enregistrement d'une onde monophasique : l'excitation est faite en *CD*, on recueille l'onde en *A* sous la première électrode. La seconde électrode *B* est placée sur une partie mortifiée.

Excitons le tissu à l'aide de deux autres électrodes reliées à une source électrique et placées en *CD*. Nous verrons, après un temps très court, apparaître en *A* une *variation négative* qui la ramènera à un potentiel égal ou très voisin de *B*, puis le galvanomètre montre à nouveau une différence de potentiel qui reste la même que dans l'expérience précédente, montrant que la variation en *A* a disparu et que le potentiel négatif persiste en *B* comme dans la première expérience.

Si l'on opère sur le muscle couturier de la grenouille, nous observons à la fois la variation de potentiel électrique et la contraction du muscle qui la suit. C'est pourquoi ce phénomène a été nommé *courant d'action* ou *variation négative*, car il accompagne toujours l'activité d'un tissu.

Si, dans une deuxième expérience (fig. 1 bis), montée comme la première, nous plaçons l'électrode *B* sur un point assez éloigné de *A*, sans léser le tissu, la fermeture du circuit *CD* provoquera après un temps variable suivant le tissu une différence de potentiel entre *A* et *B*, *A* étant négatif. Puis, peu à peu, cette différence s'atténue par le retour progressif de *A* à son potentiel primitif, et le point *B* devient à son tour négatif, comme l'avait été *A*. Ce phénomène se poursuit dans

le tissu où des points éloignés de B , B' , B'' , etc. etc. deviendront successivement le siège des variations observées en A et B .

Pour que le phénomène puisse se développer complètement, il est naturellement nécessaire de prendre des points assez distants l'un de l'autre pour que l'évolution du potentiel du point le plus voisin des électrodes excitatrices soit terminée avant que l'excitation apparaisse au point suivant.

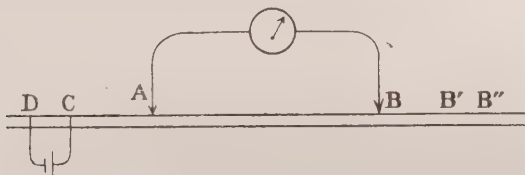


Fig. 1 bis.

On voit qu'il se produit dans le tissu, à partir du point excité par le pôle négatif du circuit CD , un potentiel négatif qui se propage comme une onde : c'est ce qu'on nomme la variation négative.

La vitesse de propagation de la variation négative est de quelques mètres par seconde sur le couturier de la grenouille, et de l'ordre du centimètre sur les entre-nœuds de Characées. Nous donnons (fig. 2, pl. I), un exemple d'onde diphasique enregistrée sur *Nitella translucens*. Les électrodes excitatrices sont placées à 6 cm. de la première électrode réceptrice, et la deuxième électrode réceptrice à 6 cm. 5 de la première. Le trait vertical qu'on remarque sur la figure résulte de la diffusion du courant excitant, et marque le moment où l'excitation a été déclenchée. Il faut 12 secondes environ pour que l'onde parcoure la distance qui sépare les deux électrodes réceptrices.

Propagation de la variation négative.

Théorie de Hermann ou du courant local.

Nous ne pouvons pas ici nous étendre sur les différentes théories qui ont été proposées pour expliquer la propagation

de la variation négative. Celle qui a retenu l'attention de la plupart des physiologistes dérive, plus ou moins, de la théorie de Hermann [2], Lillie [3], ou théorie des circuits locaux. Elle est basée sur l'hypothèse généralement admise, que le nerf est polarisé positivement à l'extérieur, et négativement à l'intérieur, probablement par formation d'une couche double de Helmholtz. Si on dépolarise localement le nerf, un courant tendra à s'établir entre cette partie et la partie voisine restée positive, de chaque côté du point dépolarisé. Ce courant se fermera par l'extérieur du nerf dans le liquide physiologique et à travers les cellules qui sont au contact du nerf. A l'intérieur de ce dernier, le courant se fermera en sens inverse (voir schéma, fig. 3). On a ainsi la création d'un circuit local qui tendra à dépolariser la région voisine et, de proche en proche, la perturbation se propagera de chaque côté du nerf, à partir du point qu'on aura dépolarisé. De chaque côté de ce point, le nerf, par un phénomène physiologique, tendra à rétablir la polarisation primitive. Le circuit local ne pourra pas revenir en arrière, car, après avoir été dépolarisé, le nerf reste un certain temps inexcitable (phase réfractaire).

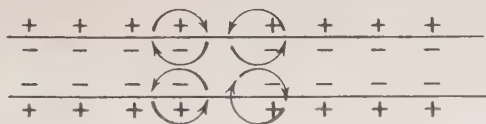


Fig. 3. — Schéma de la fermeture des circuits locaux dans la théorie de Hermann-Lillie.

Ralph Lillie [4] a réalisé un mécanisme physico-chimique qui fonctionne d'accord avec la théorie du circuit local de Hermann. Voici en quoi consiste son appareil. Si on plonge un fil de fer dans de l'acide azotique étendu à 10 %, le fer est immédiatement attaqué par l'acide avec dégagement de vapeurs nitreuses ; mais si on le plonge d'abord dans l'acide azotique concentré, le fil de fer n'est pas attaqué par suite de la formation à sa surface d'une couche monomoléculaire incolore d'oxyde qui isole le fil de fer de l'acide. On dit que le fer est rendu passif. On peut alors le plonger dans l'acide

azotique dilué sans que l'attaque se produise ; mais si l'on gratte localement le fil de fer on voit immédiatement l'attaque se produire avec formation d'une tache brune de vapeur nitreuse qui se propagera le long du fil de fer de chaque côté du point gratté. On peut aussi provoquer l'attaque du fil de fer passif en le touchant avec une baguette de zinc, le zinc, l'acide et le fer constituant une pile qui dépolarise la surface du fil de fer et qui permet à l'attaque de se produire. Notons ici que la polarisation du fil de fer est inverse de celle du nerf, c'est-à-dire négative à l'extérieur et positive à l'intérieur. Par excitation électrique c'est donc au pôle positif que se produira l'attaque du fil de fer au moment de la fermeture du courant. Comme dans le cas du nerf, la repolarisation se produit et le fil de fer redevient passif. Il existe également une phase réfractaire, c'est-à-dire qu'il faut qu'un certain temps s'écoule entre deux grattages pour que l'attaque se produise. A l'aide d'un galvanomètre et de deux électrodes placées sur le fil de fer on peut recueillir une onde de propagation comme sur le nerf, mais ici elle est positive, tandis que pour le nerf la variation était négative. La théorie du circuit local s'applique également au nerf artificiel, avec ce seul changement que le circuit local se ferme à l'extérieur, et à l'intérieur du fil de fer en sens inverse du circuit local du nerf, c'est-à-dire de la partie dépolarisée à la partie restée passive. On a pu montrer l'existence du circuit à l'extérieur du fil de fer, car en réduisant l'épaisseur de la couche d'acide on peut, en gênant la fermeture du circuit local, ralentir la propagation de l'onde d'activation. R.-S. Lillie [4] a montré que la vitesse était inversement proportionnelle au carré du diamètre de la section de l'électrolyte qui baigne le fil de fer.

En étudiant la propagation de la variation négative chez *Nitella* et chez *Chara*, nous avons trouvé que les changements de vitesse résultant d'actions physiques ou chimiques pouvaient s'expliquer à partir de la théorie d'Hermann-Lillie. Nous avons montré (D. Auger [5]) que l'augmentation de la vitesse résultant de l'adjonction d'une gaine d'eau autour d'un entre-nœud de *Nitella translucens* s'explique par le fait que le courant local peut se refermer plus loin, à travers la gaine d'eau. Au contraire, lorsque l'on sèche la sur-

face de l'entre-nœud, on gêne la fermeture de ce courant local et l'on constate que la vitesse est diminuée. K. Umrath [6] avait déjà observé que la vitesse était augmentée lorsqu'on posait un papier-filtre imbibé d'eau sur l'entre-nœud, mais il n'acceptait pas la théorie de la conduction par le courant local et attribuait cette augmentation de vitesse à un meilleur état physiologique de la préparation. Cependant, l'observation montre qu'il n'y a de changement ni dans la forme, ni dans la hauteur du courant d'action. De plus, sur la portion d'entre-nœud où se trouve le papier-filtre, la vitesse se trouve modifiée localement tandis que, dans les autres portions, la vitesse est normale. La diffusion de l'action du papier-filtre imbibé d'eau qu'Umrath a cru remarquer n'est pas sensible si on fait les mesures de vitesses sur de grandes longueurs ; elle provient, dans ses expériences, d'un effet de capillarité au voisinage du bord du papier-filtre, provoquant l'étalement de la couche d'eau au delà de l'endroit où il a été placé. Umrath a montré qu'une élévation de température de 10° diminuait d'un peu plus de la moitié la durée du courant d'action et que la vitesse en était un peu plus que doublée.

La théorie d'Hermann-Lillie prévoit ce rapport entre la durée du courant d'action et la vitesse de propagation de l'onde, puisque la vitesse de fermeture du courant local dépend elle aussi de la durée du courant d'action. Nous avons montré, D. Auger [7], que des entre-nœuds de *Chara* ou de *Nitella* plongés dans une solution salée à 7 pour 1.000 manifestaient une vitesse très augmentée, accompagnée d'une diminution proportionnelle de la durée de la variation négative. Enfin, en classant les entre-nœuds suivant la différence de potentiel de leur courant d'action, nous avons trouvé (1) une corrélation entre cette différence de potentiel et la vitesse. La fermeture du courant local peut évidemment se faire sentir plus loin lorsque la différence de potentiel est importante que lorsque celle-ci est réduite.

Nous voyons donc, en résumé, que la théorie d'Hermann-Lillie est applicable aux différentes actions physiques et chimiques sur les entre-nœuds de Characées. Nous avons un

1. Expériences inédites.

peu insisté sur cette question, qui fera d'ailleurs l'objet d'une publication plus complète, étant donné l'importance des phénomènes de la propagation de la variation négative pour la compréhension des phénomènes pulsatoires.



CHAPITRE II

CARACTÉRISTIQUES GÉNÉRALES DU MATÉRIEL EMPLOYÉ

Nous avons surtout travaillé sur les *Chara* et les *Nitella*, à cause de leur grande simplicité de structure, par rapport aux autres tissus qui donnent lieu à une propagation d'onde négative. On peut, en effet, sur ces végétaux, préparer de grandes cellules de plusieurs centimètres de long où le protoplasme est parfaitement continu.

Ces préparations ne sont pas à proprement parler des cellules, puisqu'elles contiennent plusieurs noyaux, mais des articles, ou mieux des syncytiums. Les Characées sont des végétaux aquatiques qui appartiennent au sous-embranchement des thallophytes ; leur structure morphologique est particulièrement simple : on y reconnaît une « tige » et des « feuilles » ; la tige est divisée en segments, appelés entre-nœuds, séparés par des nœuds d'où partent des verticilles d'appendices, appelés feuilles, divisés comme la tige, en nœuds et entre-nœuds. Nous ne ferons pas de différence entre les préparations d'entre-nœuds de feuilles et celles de tiges, puisqu'elles jouent exactement le même rôle au point de vue de notre expérimentation et qu'elles ne diffèrent morphologiquement que par la place qu'elles occupent sur la plante.

Voyons les détails de structure d'un entre-nœud, qui est la préparation classique employée par un grand nombre d'expérimentateurs. Il se compose (fig. 4) chez *Nitella*, d'un tube cellulosique A analogue à l'enveloppe des cellules végétales typiques, dont la forme cylindrique est maintenue rigide par la pression osmotique du liquide qui le remplit. Ce liquide

forme une immense vacuole D qui occupe presque tout le cylindre et qui est constituée par de l'eau presque pure, contenant une très petite quantité de KCl. Le protoplasme de la Nitelle, qui est la seule partie vivante de la préparation, forme une couche mince tapissant uniformément l'intérieur du cylindre de cellulose. Le protoplasme est lui-même composé de deux couches : l'une, immobile, B, directement en contact avec la couche cellulosique, contient les chloroplastes ;

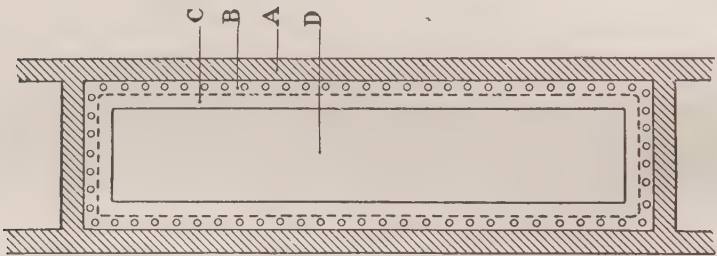


Fig. 4. — Structure schématique d'un entre-nœud de Nitelle.
A, paroi cellulosique. B, couche protoplasmique immobile à chloroplastes. C, couche protoplasmique mobile. D, vacuole centrale.

l'autre, mobile, C, animée d'un mouvement de cyclose continu, n'est pas nettement séparée de la couche immobile à laquelle elle fait suite, sans qu'on puisse déterminer le point de séparation. Elle est en contact avec la vacuole et contient des petites inclusions, qui rendent son mouvement facilement apparent au microscope. Les chloroplastes sont disposés en longues files parallèles, qui s'enroulent à la surface du cylindre en décrivant une spirale régulière. Le mouvement de cyclose protoplasmique suit le dessin des files de chloroplastes, qui se divisent en deux bandes dont la première, arrivée à l'extrémité de son parcours, s'infléchit et vient s'enrouler suivant une autre spirale touchant la première. Il y a donc un double courant protoplasmique à la limite des deux bandes en sens inverse, l'un montant, l'autre descendant.

Malgré la structure relativement complexe de cet entre-nœud, il possède le précieux avantage de présenter une continuité protoplasmique assez exceptionnelle sur une aussi

grande longueur chez des végétaux (30 cm. chez *Nitella translucens*).

La continuité protoplasmique est aussi nécessaire pour la conduction de l'excitation chez les végétaux que chez les animaux, car, lorsque la variation négative parcourt un entre-nœud, elle ne peut franchir un nœud pour passer sur l'entre-nœud suivant, les protoplasmes des deux cellules ne communiquant pas.

Les *Chara* présentent une curieuse différence morphologique par rapport aux *Nitella* : l'entre-nœud est recouvert par une couche de 8 petites cellules constituant une cortication continue, et c'est probablement à cette particularité que les *Chara* doivent d'avoir été moins étudiés que les *Nitella* par les physiologistes. Cependant la cortication ne change pas beaucoup la forme de la variation négative, qui reste la même en opérant sur les cellules de *Chara* ou sur leurs rhizoïdes, qui ne possèdent pas de cortication. C'est tout au plus si la gaine de cellules peut augmenter la vitesse de propagation de l'onde négative. Par contre, les préparations d'entre-nœuds de *Chara* sont beaucoup plus stables que celles de *Nitella* et peuvent se conserver vivantes sans altération dans la chambre humide pendant plusieurs heures ; c'est pour cette raison que nous les avons préférées aux entre-nœuds de *Nitella* pour les expériences de pulsations.

Technique de l'enregistrement des ondes négatives.

Chambre humide à l'usage des Characées. -- Cette chambre est construite en plaques d'ébonite ; elle a plus de 35 cm. de long, le fond en est constitué par une glace sans tain, collée à l'ébonite d'une façon étanche. On y peut verser une petite quantité d'eau, nécessaire à la bonne conservation des cellules qui exigent une atmosphère très humide. La glace permet d'éclairer la chambre par dessous, à l'aide d'une petite ampoule électrique, pour l'examen microscopique des mouvements du protoplasme. On a pratiqué dans la paroi de la chambre une série de fentes fines dans lesquelles on insère une série de fils d'argent recouverts de papier-filtre qui servent d'électrodes. Chaque fil est relié à une borne encastrée

dans un tableau d'ébonite, ce qui permet de réaliser rapidement les connections nécessaires quelle que soit la taille de l'entre-nœud.

Appareil enregistreur. — L'appareil qui enregistre les variations de tension électrique produite dans l'entre-nœud, est un oscillographe Dubois relativement peu sensible (7 mm. de déviation à 1 m, pour un courant de 1 milliampère). Sa fréquence propre de 2.300 vibrations par seconde était beaucoup plus que suffisante pour l'enregistrement d'ondes dont la montée la plus rapide n'excédait pas $1/10$ de seconde. Comme l'oscillographe Dubois n'est pas assez sensible pour enregistrer directement les variations négatives des Characées, il est nécessaire de se servir d'un amplificateur. Ces appareils n'ont pas été conçus pour l'enregistrement spécial des ondes lentes, mais, comme nous l'avions à notre disposition pour l'enregistrement des ondes produites par les nerfs et les muscles, nous n'avons pas jugé nécessaire de recourir à un autre dispositif.

Amplificateur. — L'amplificateur à lampes, était du type à résistance. Le couplage entre deux lampes était réalisé par une résistance de 100.000 ohms et par une contre-batterie (amplificateur Brillouin). Nous avons employé, suivant les plantes à étudier, un amplificateur à deux ou trois lampes du type A 425, ou B 438, de la maison Philipps, exigeant une polarisation de plaque de 120 volts. La grille de la lampe à laquelle on applique la variation de tension à étudier ne débite pas. La cellule n'a donc à fournir que juste la quantité d'électricité qu'il faut pour charger la capacité de la grille, à laquelle on applique la tension à étudier. On peut donc considérer l'amplificateur comme fonctionnant en électromètre. Nous avons vu que cela a une assez grande importance pour la mesure de la vitesse des ondes dans l'entre-nœud de *Nitella* car s'il y avait débit d'électricité par les électrodes réceptrices, non seulement la forme de l'onde serait altérée, mais la vitesse de propagation s'en trouverait modifiée (1). Un autre

1. V. p. 14.

avantage du fonctionnement en électromètre, c'est que les électrodes ne débitant pas, il n'y a pas lieu de se servir d'électrodes impolarisables, qui sont toujours d'un maniement plus ou moins délicat. L'ensemble formé par l'amplificateur, la chambre humide et le circuit servant à exciter la préparation est placé dans une chambre blindée de 2 m. de hauteur, 1 m. 50 de largeur et 2 m. 50 de longueur, destinée à empêcher les perturbations électriques venues de l'extérieur et d'influencer l'entrée de l'amplificateur. On pourrait penser que cette précaution est bien exagérée, étant donné la faible amplification employée dans nos expériences, mais en réalité elle est absolument nécessaire car la résistance de la préparation est très grande ; et à la distance de plusieurs centimètres, où sont placées les électrodes réceptrices, elle atteint facilement plusieurs mégohms ; l'amplificateur est donc presque à circuit ouvert, de sorte qu'il recueille d'autant plus facilement les variations du champ électrique extérieur, en particulier celui qui est produit par le secteur éclairant le laboratoire.

Dans ce cas, la ligne de repos du spot, photographiée sur le papier, sensible qui se déroule avec la vitesse de 0,5 cm. à la seconde, au lieu d'être une droite simple, devient une sinusoïde d'environ 3 cm. de hauteur, dont les vibrations sont tellement serrées qu'elle apparaît sous la forme d'une bande estompée très préjudiciable à l'examen précis des courbes. Dans notre cage blindée, au contraire, même aux grandes amplifications, nous n'avons pas été gênés par le secteur. Dans nos graphiques sur *Nitella*, nous nous arrangions pour que 1 cm. de déviation du spot corresponde à 0,1 V. Une autre cause de perturbation est fournie par le circuit qui comprend un signal Desprez d'Arsonval, une pile et une clef de Morse qui sert à marquer sur les graphiques le moment où on produit l'excitation. La clef de Morse est placée dans la cage blindée à la portée de l'opérateur ; un double fil relie la clef au signal placé dans une plage lumineuse devant la fente de l'appareil photographique enregistreur.

Le miroir de l'oscillographe donne, de la source lumineuse constituée par un arc voltaïque, une image, circulaire qui se projette sur la fente de l'appareil photographique enregistreur. On place entre le miroir et l'arc voltaïque un écran

opaque qui forme une ombre nette à bord rectiligne sur la plage lumineuse et qui la coupe en deux parties. Dans la partie lumineuse, on place la plume du signal Desprez d'Arsonval, qui porte une petite ombre sur la fente de l'appareil enregistreur ; on dispose également la plume d'un Jaquet parallèlement à celle du signal Desprez, pour marquer les secondes. On s'arrange de façon que la plage lumineuse soit suffisamment grande pour que, pendant les déplacements du bord de l'onde, les appareils enregistreurs Jaquet et le signal Desprez restent dans la lumière. Sur les graphiques, les variations de tension électrique s'inscrivent au bord de l'ombre et de la lumière. Nous avons parfois remplacé l'arc par un filament rectiligne de lampe à incandescence.

L'appareil qui enregistrait photographiquement sur une bande de papier sensible les phénomènes observés est celui qui a été conçu par Bull pour le galvanomètre à corde. Il était actionné par un moteur à vitesse constante.



CHAPITRE III

PHÉNOMÈNES PULSATOIRES CHEZ LES CHARACÉES

Ce phénomène a été observé pour la première fois par W. J. V. Osterhout et S. F. Hill [8] sur *Nitella*. Si l'on place sur un entre-nœud de Nitelle une goutte de liquide toxique (eau chloroformée, solution de KCl, alcool dilué) ou si l'on perce la couche protoplasmique (expérience d'Umrath [9]), on provoque, à partir du point lésé, une série de réponses électriques régulièrement espacées d'une à deux minutes en moyenne. Osterhout et Hill interprètent ce phénomène comme une auto-excitation de l'entre-nœud par son propre courant de lésion, lequel se ferme entre la partie lésée et la partie saine voisine (voir fig. 4 bis). Ils ont montré que le phé-

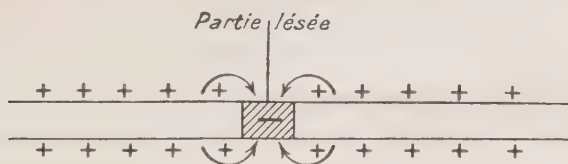


Fig. 4 bis. — Fermeture des circuits locaux entre la partie lésée et la partie saine d'un entre-nœud.

nomène pulsatoire naissait chaque fois que, par une action lésante, on pouvait établir un gradient de potentiel, suffisamment abrupt. L'explication pourrait être plus correctement présentée en considérant que toute la surface de la Nitelle se repolarise après une excitation efficace, sauf l'endroit lésé, et qu'une différence de potentiel naît alors entre la lésion et la partie saine, si bien que lorsque celle-ci est suffisamment

repolarisée pour que l'entre-nœud soit de nouveau excitable, le courant de lésion est capable de déclencher une nouvelle onde.

Osterhout et Hill ont obtenu sur *Nitella* jusqu'à 25 réponses successives. Ils n'ont pas pu provoquer de pulsation en appliquant le courant constant, comme le suggère pourtant leur théorie ; ils expliquent cet échec par la chute trop graduelle de potentiel qui s'établit entre les deux électrodes. Comme ils n'ont pas pu davantage obtenir de réponse supplémentaire en excitant la préparation, pendant l'intervalle qui sépare deux pulsations, quel que soit le moment choisi pour exciter l'entre-nœud, ils supposent que l'entre-nœud ne cesse d'être en état réfractaire absolu qu'au moment où le courant de lésion déclenche une nouvelle onde.

Ces expériences, nous les avons reprises non plus sur *Nitella*, mais sur des *Chara*. Les pulsations sont alors beaucoup plus faciles à déclencher, et le seul fait de placer un entre-nœud de *Chara* dans la chambre humide sur des électrodes est souvent suffisant pour faire naître le phénomène (1).

Les ondes sont beaucoup plus nombreuses que chez *Nitella* puisqu'on peut en obtenir facilement jusqu'à 140. En déplaçant des électrodes réceptrices, on peut reconnaître que le point d'où naissent les ondes se trouve vers le centre de l'entre-nœud.

Evolution du rythme des pulsations chez les Characées.

Nous avons étudié plus particulièrement l'évolution de la fréquence des ondes qui naissent spontanément lorsqu'on place une préparation fraîche dans la chambre humide. Nous donnons différents graphiques correspondant à autant d'entre-nœuds, et qui montrent l'évolution de la fréquence en

1. Nous avons reconnu depuis, que ces pulsations « spontanées » proviennent en réalité de lésions provoquées par l'arrachement et le transport de la plante, et par son changement de milieu. Si, au contraire, on examine une préparation effectuée avec soin sur des *Chara* cultivés au laboratoire même, les pulsations spontanées n'apparaissent pas.

fonction du temps (fig. 5). La forme de la courbe est toujours la même : montée graduelle de la fréquence au début de l'expérience, puis plateau pendant lequel les réponses sont régulièrement espacées, et enfin diminution graduelle de la fréquence, plus rapide que sa croissance au début. Dans la courbe A, par exemple, la fréquence n'a presque pas évolué pendant la durée totale de l'expérience. Au contraire,

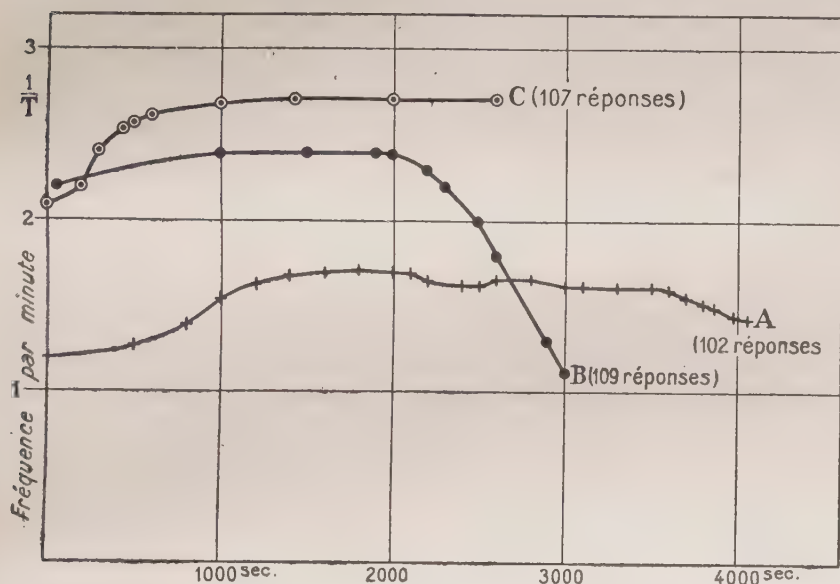


Fig. 5. — Evolution de la fréquence des pulsations en fonction du temps pour trois entre-nœuds de *Chara Fætida*.

dans les courbes B et C, l'évolution a été considérable. Comment peut-on l'expliquer à partir de l'hypothèse d'Osterhout et Hill? Il est probable que ces changements de rythmes traduisent l'évolution du point lésé qui donne naissance aux pulsations : au début, la lésion est peu importante et fournit ainsi une faible différence de potentiel.

Or, dans l'excitation électrique, la rhéobase (1) est d'autant plus basse qu'on a laissé s'écouler plus de temps entre deux

1. Voltage juste nécessaire pour obtenir, par fermeture d'un courant constant, une réponse du tissu.

excitations : il faut donc que la récupération de la polarisation de l'entre-nœud ait eu le temps de s'effectuer dans une mesure suffisante pour que l'onde ayant parcouru l'entre-nœud, la faible différence de potentiel provoquée par la lésion réapparaisse avec la valeur de rhéobase nécessaire.

Avec le temps, l'importance de la lésion augmente : la différence de potentiel entre le point lésé et les parties saines est donc plus importante, et par conséquent cette différence de potentiel pourra agir avant que la récupération ne soit absolument totale ; on observe, par conséquent, une augmentation de la rapidité du rythme. Lorsque la lésion est maximum, le rythme atteint sa plus grande rapidité, la différence de potentiel reste alors constante et engendre par conséquent des pulsations régulières, ce qui correspond au plateau de nos courbes. Vers la fin de l'expérience l'état physiologique de l'entre-nœud est moins satisfaisant et la récupération de la polarisation se fait de plus en plus lentement ; enfin le phénomène s'arrête brusquement. La dépolarisation est-elle toujours totale lorsque l'entre-nœud cesse de pulser ? Ce n'est pas toujours le cas, puisque parfois on peut encore obtenir des courants d'action par excitation électrique : il faut donc faire appel à une autre explication qui nous est fournie par Osterhout et Hill. Ces auteurs ont insisté sur la nécessité d'un gradient de potentiel dans le phénomène de déclenchement des ondes : au-dessous d'une certaine valeur de ce gradient, le phénomène pulsant s'arrête. Il est donc probable que le ralentissement des pulsations vers la fin de l'expérience est dû à l'estompage graduel de la différence de potentiel créée par la lésion qui devient de moins en moins efficace. Le phénomène pulsant peut donc s'arrêter bien avant que l'entre-nœud ne soit complètement dépolarisé, et nous verrons, dans le chapitre relatif à l'action du courant constant sur les pulsations, des faits qui sont en faveur de cette dernière explication. L'évolution du phénomène rythmique que nous venons de décrire est une évolution-type, mais, dans bien des cas, elle est beaucoup plus compliquée et présente des discontinuités de fréquence.

Variations brusques du rythme chez les Characées. — Nous

avons observé des rythmes dédoublés où l'on ne voit qu'une onde sur deux (fig. 6). Il peut manquer également une onde sur trois ou une onde sur quatre, puis de nouveau le rythme simple peut se rétablir. On peut aisément expliquer ces variations du rythme si l'on admet l'existence d'une zone altérée, formant un bloc physiologique (1) imparfait entre la zone pulsante et l'endroit où l'on recueille le courant d'action. Dans un graphique enregistré par nous (fig. 6, pl. I) sur *Nitella translucens*, le bloc se trouvait juste entre les deux électrodes réceptrices; celles-ci étaient suffisamment éloignées l'une de l'autre pour donner lieu à l'enregistrement de deux ondes inverses complètes. De cette manière le rythme sur l'électrode, qui est située entre le bloc et la zone pulsante, était un rythme simple, alors que sur la seconde électrode on enregistrerait une onde sur deux ou une onde sur trois. Le bloc ne fonctionnait que d'une façon temporaire, et l'on voyait se rétablir de temps à autre le même rythme sur les deux électrodes (voir fig. 7, pl. I). Quelle est la nature de ce bloc physiologique? Admettons provisoirement qu'il est dû à l'existence d'une zone qui récupère son excitabilité moins vite que les zones voisines, de sorte que, au moment où l'onde négative arrive, cette zone se trouve encore à l'état réfractaire et l'onde ne peut passer à travers celle-ci pour atteindre la deuxième électrode. Cependant, au bout de deux pulsations, parfois de trois, elle a suffisamment récupéré son excitabilité pour transmettre l'onde jusqu'à la seconde électrode qui enregistre alors un courant d'action. Au moment où le bloc va se produire, la difficulté du passage est déjà signalée par le ralentissement du temps de conduction entre les deux électrodes, puis, quand les pulsations se rétablissent régulièrement sur la deuxième électrode, le temps de conduction redevient plus court. C'est ainsi que la vitesse qui était de 0,13 cm. par seconde juste avant le fonctionnement du bloc, remonte ensuite à 0,16 cm. Dans une autre partie de la courbe, la vitesse était de 0,16 cm. avant le bloc et remontait à 0,21 cm. Nous verrons, dans le chapitre relatif à l'action

1. Les physiologistes de langue anglaise nomment bloc (block) un empêchement temporaire ou définitif de la conduction en un point d'un tissu conducteur.

du courant constant que l'on peut créer artificiellement des blocs, en faisant agir le pôle positif du courant en un point de l'entre-nœud. Nous donnons un autre exemple de rythme dédoublé où, sur une des extrémités de l'entre-nœud, on enregistre des ondes simples, tandis que les ondes sont doubles à l'autre extrémité. On peut noter, sur le rythme rapide, celles qui correspondent au rythme dédoublé, parce qu'elles sont accompagnées d'un crochet dû à une légère diffusion de l'onde qui atteint, une fois sur deux, l'autre extrémité (voir fig. 8, pl. I bis). Dans la première portion du graphique, nous avons

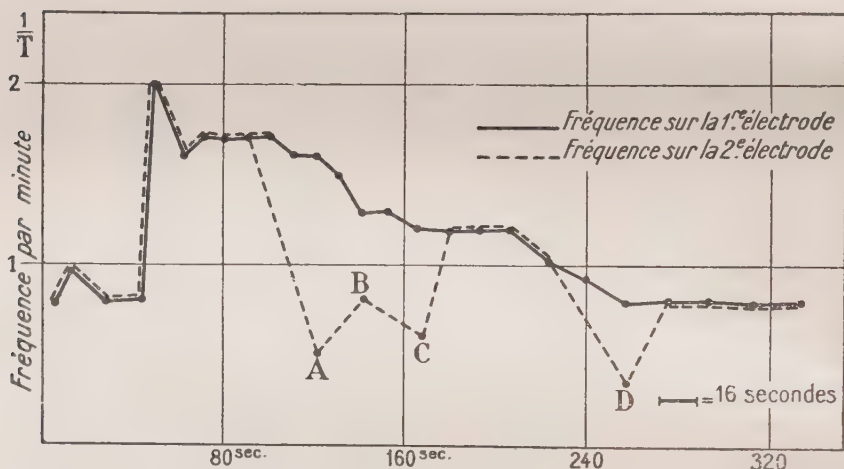


Fig. 9. — Fréquence des courants d'action enregistrés à chaque électrode sur un entre-nœud de *Nitella translucens*.

placé l'électrode réceptrice à l'extrémité qui donnait le rythme dédoublé, puis, en continuant l'enregistrement, nous avons placé les électrodes réceptrices à l'autre extrémité. L'expérience qui nous a donné le graphique 7 nous ayant fourni plus de 25 réponses successives, nous avons pu construire la courbe de la fréquence en fonction du temps sur la première et sur la deuxième électrode (fig. 9). La ligne pleine correspond aux fréquences des courants d'action sur la première électrode; la ligne pointillée, à la fréquence des courants d'action de la deuxième électrode, sans tenir compte de ce qui se passe sur la première.

Il serait impossible d'interpréter convenablement les chan-

gements brusques observés sur la seconde électrode (courbe pointillée) si l'on ne tenait compte de l'évolution de la fréquence sur la première (courbe pleine). L'analyse serait d'autant plus difficile que, l'évolution des pulsations se faisant assez rapidement, on ne peut savoir si la fréquence qu'on mesure est due à un manque d'une onde sur deux, ou de deux ondes sur trois, depuis la fréquence qui précède le saut, car la fréquence initiale peut avoir suffisamment changé pendant le blocage, pour rendre les prévisions tout à fait illusoires.

Examinons par exemple les trois points *A*, *B*, *C* de la courbe pointillée. Ils semblent appartenir à un même niveau de fréquence, plus basse que la précédente, alors que le point *A* est dû à un blocage d'une onde sur trois, et les points *B* et *C* à un blocage d'une onde sur deux. Le point *C* semblerait la résultante du blocage d'une onde sur trois, alors qu'en réalité c'est un blocage d'une onde sur deux, la fréquence réelle de base ayant baissé assez rapidement.

Changements de fréquence qui ne peuvent pas être dus à des blocages. — Voici un exemple (fig. 10) où nous n'avions pas nos électrodes placées au voisinage du point pulsant, et où les fréquences changent brusquement sans que nous puissions en donner une explication claire. Il semble cependant que nous n'ayons pas affaire, comme dans le cas précédent, à des blocages, mais qu'il y ait deux niveaux de pulsations, une fréquence basse et une fréquence plus élevée, avec changement brusque, attribuable soit à l'une soit à l'autre de ces fréquences. En joignant les sommets les plus élevés de la courbe et les points les plus bas entre eux, on peut imaginer facilement (en pointillé sur la figure 10) l'évolution de ces deux systèmes de pulsations. Nous aurons d'ailleurs la justification de cette manière d'interpréter les rythmes complexes dans le chapitre relatif aux pulsations provoquées par le courant constant.

On peut observer également des changements de fréquence par paliers successifs, mais avec des pulsations intermédiaires. Le fait que les paliers successifs ne sont pas dans des rapports simples entre eux, exclut l'explication de ces chan-

gements de fréquence par l'existence d'un bloc. Nous pouvons cependant les expliquer si nous considérons que le point qui engendre les pulsations ne reste pas localisé à un

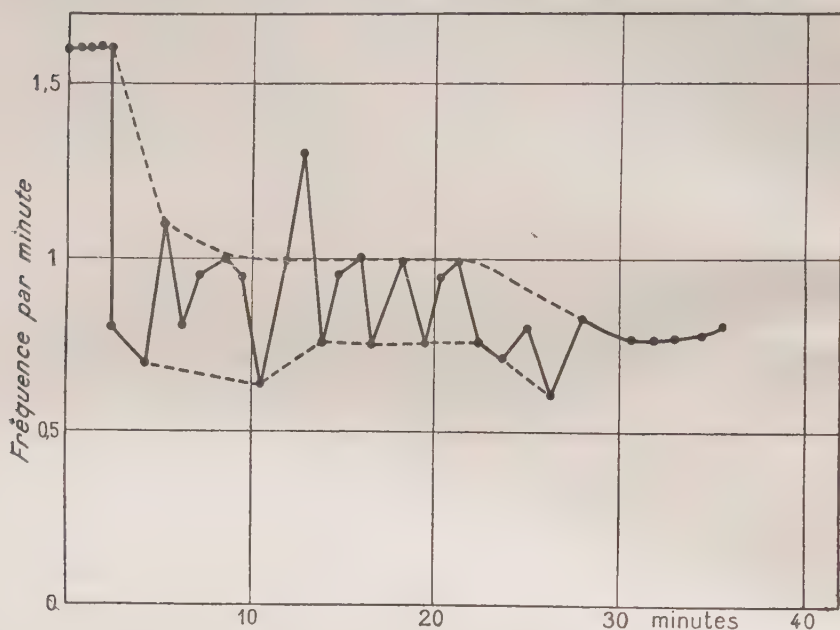


Fig. 10. — Changements brusques de fréquence chez *Chara*.

endroit bien défini, mais qu'il s'étend le long de l'entre-nœud. Dans un de nos graphiques (fig. 11, pl. I bis) apparaît nettement cette avance de la négativité de la lésion. On y voit que le retour de chaque onde est imparfait, de sorte que l'électrode enregistreuse devient graduellement négative par rapport à l'autre et que finalement les pulsations s'arrêtent lorsque la déviation atteint la même valeur que la différence de potentiel de l'onde simple. Ceci ne peut s'expliquer que par l'avancée de la zone négative pulsante jusqu'à l'électrode chargée de recueillir les ondes. Si on déplace cette électrode en l'éloignant de l'origine de la pulsation, on peut de nouveau enregistrer les ondes pulsantes. Dans cette avancée de la zone négative, il peut y avoir des variations de la période réfractaire des différentes zones atteintes, de sorte que la fréquence des pulsations se trouve changée. Il se produit alors des

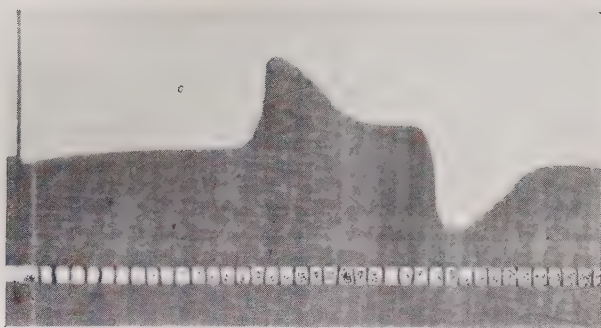


Fig. 2. — Onde diphasique enregistrée sur *Nitella translucens*. Le temps est indiqué en secondes ; la distance entre la première électrode excitatrice et la première électrode réceptrice est de 6 cm. et la distance entre les deux électrodes réceptrices est de 6 cm. 5.

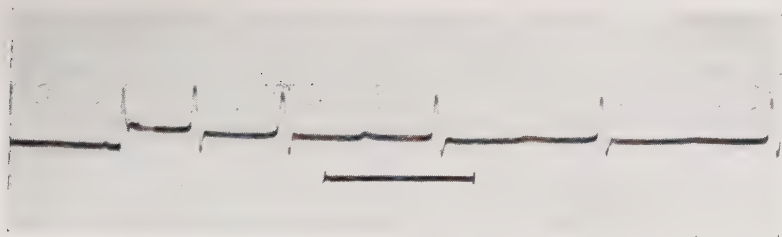


Fig. 6. — Passage d'un rythme simple à un rythme dédoublé chez *Chara*. Le trait noir représente une minute.

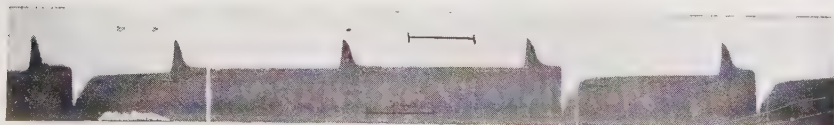


Fig. 7. — Blocage temporaire de la conduction entre les deux électrodes chez *Nitella translucens*. Le trait noir représente une minute.



Fig. 8. — Rythme simple (côté droit) et rythme dédoublé (côté gauche) enregistré à chaque extrémité du même entre-nœud de *Chara*. Le trait noir représente une minute.



Fig. 11. — Evolution du potentiel au voisinage d'un point pulsant chez *Chara*.

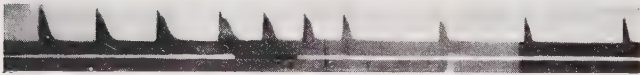


Fig. 12. — Changement de fréquence brusque chez *Chara*.
Le trait noir représente une minute.

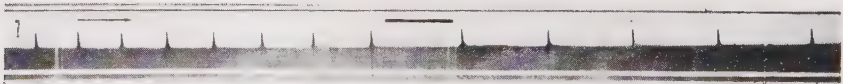


Fig. 16. — Passage brusque d'un rythme à un autre avec lacune entre les deux fréquences. Le trait noir représente une minute.

variations de fréquence présentant des paliers lorsque la zone pulsante se trouve dans une portion du protoplasme qui garde pendant la durée du plateau les mêmes constantes physiologiques.

Il est très probable également que certains points qui pourraient pulser s'ils n'étaient pas périodiquement rendus réfractaires par la zone pulsante initiale, peuvent devenir actifs, par suite du ralentissement du rythme de la première zone, et prendre le commandement du rythme par relayage graduel. Voici le graphique qui montre les pulsations par paliers successifs (fig. 12, pl. I bis).

La figure 13 donne un exemple de changement de fré-

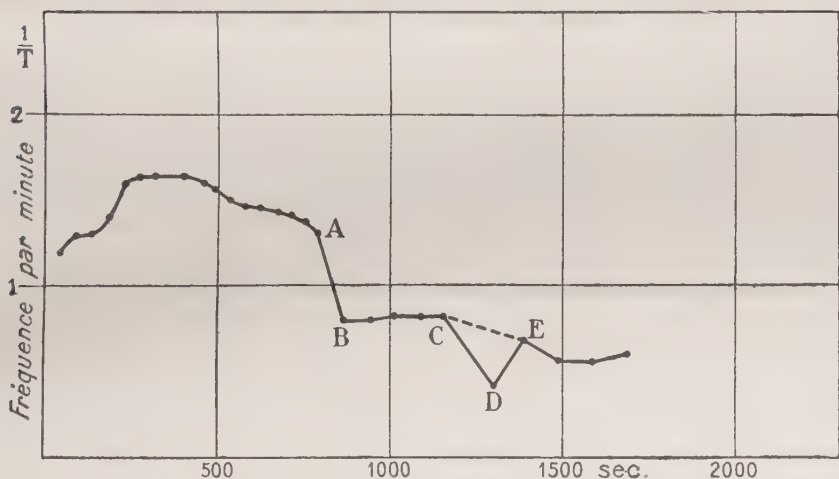


Fig. 13. — Changement brusque de rythme, précédé d'une baisse de la fréquence initiale, chez *Chara*.

quence avec évolution. On voit que la fréquence a baissé jusqu'au point A, où l'on observe un décrochement ; les pulsations reprennent à un rythme plus lent, marqué par le palier B de la courbe. Le niveau B n'est pas une fraction simple du niveau A. Au contraire la pulsation D est due très probablement à un blocage d'une pulsation sur deux. On voit en effet que la fréquence correspondante est $1/2$ du niveau B. Les pulsations suivantes, d'ailleurs, reprennent à un niveau très voisin de B. La figure 14 donne un exemple

qui comporte 3 paliers successifs : *A*, *BC*, *DE* qui, ainsi que dans le cas précédent, ne présentent pas entre eux de

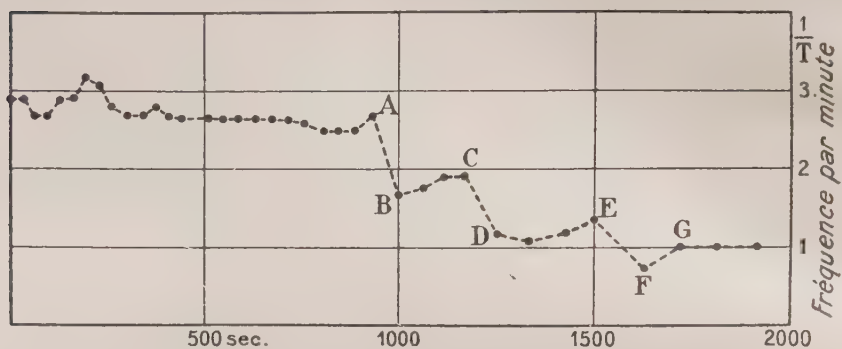


Fig. 14. — Changements brusques de fréquence par paliers successifs.

rapport simple. La pulsation *F* fournit encore un exemple semblable à ceux de la courbe 13.

La courbe 15 présente successivement un changement

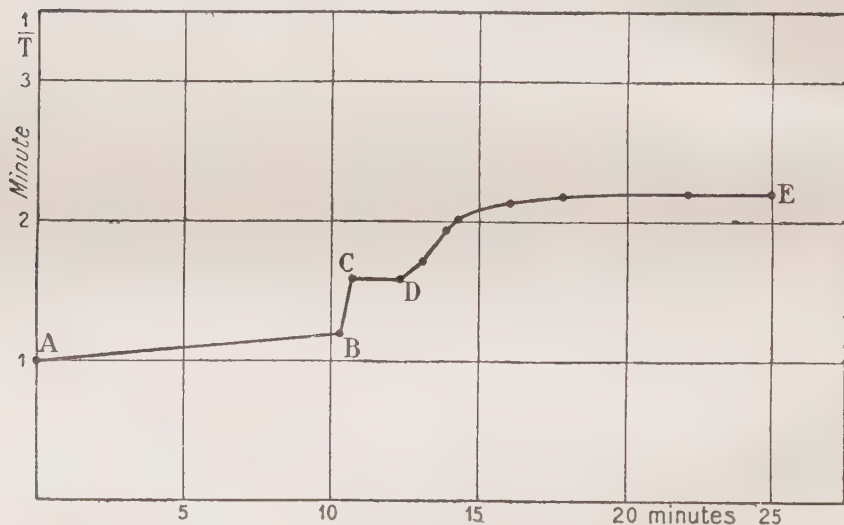


Fig. 15. — Changement brusque de fréquence suivi d'un changement graduel.

brusque de fréquence et un changement graduel. De *B* à *C*, changement brusque, et au contraire, du palier *CD* au palier *E*, changement graduel, la figure 16, pl. I bis montre un graphique

de changement de fréquence brusque avec (sous le trait noir qui figure une minute) un intervalle moins grand que deux fois le rythme rapide et plus grand que l'intervalle du rythme lent. Ceci n'est pas un cas isolé, mais la règle, lorsqu'il y a un changement de fréquence brusque qu'on ne peut attribuer à un blocage. On peut expliquer ce fait si on admet que le rythme rapide, comme cela a lieu souvent, a tendance, par suite de la formation d'un blocage une fois sur deux, à devenir deux fois plus lent. Ceci permet à un autre point pulsant, dont la période est inférieure à la fréquence rapide, mais supérieure à la moitié de cette fréquence, de se manifester en prenant le commandement du rythme. Cette explication suppose que, sur un même entre-nœud, peuvent exister tout au moins deux points pulsants. Nous aurons l'occasion, au cours du chapitre relatif aux pulsations provoquées par le courant constant, de montrer le bien-fondé de cette hypothèse. D'ailleurs, dans l'étude du fonctionnement du cœur, on admet que ce sont les parties rythmiques au rythme le plus rapide qui commandent tout le fonctionnement de l'organe, empêchant les autres régions susceptibles de pulser de manifester leur automatisme. La région qui possède le rythme le plus rapide est appelée : *pace maker*.

Phénomènes rythmiques chez les végétaux supérieurs.

Dans l'état de nos connaissances il serait bien prématuré de généraliser, en les étendant aux systèmes pulsants des végétaux supérieurs, les notions que nous avons acquises sur les Characées. Cependant, en l'absence de toute théorie solide sur cette question, on peut esquisser une explication qui dériverait du schéma d'Osterhout et Hill. Prenons d'abord le cas du foliole du *Desmodium gyrans*. Bosc [10], qui a particulièrement étudié cette plante, et obtenu un certain nombre de résultats intéressants, n'a cependant pas proposé autre chose qu'une explication très simpliste et tout à fait insuffisante. Il ne nous explique pas, en particulier, pourquoi le foliole du *Desmodium gyrans* placé dans l'obscurité où il se maintient toujours immobile peut, pour une excitation de 5 secondes, appliquée à l'aide d'une bobine d'induction, fournir une série

de réponses régulières pendant une heure. Si nous admettons une structure hétérogène du renflement moteur, nous pouvons imaginer qu'un point négatif par rapport au reste du tissu peut engendrer, comme chez *Nitella*, des pulsations aussi longtemps que cette différence de potentiel se maintient. La lumière aurait pour principal rôle d'entretenir cette négativité, rendue possible, malgré l'homogénéité de l'excitant, par l'hétérogénéité de la structure. Dans l'obscurité, l'arrêt du foliole est probablement une conséquence de l'égalisation de potentiel. Si nous appliquons une excitation forte à l'aide d'une bobine d'induction, nous pouvons recréer une négativité passagère, suffisante cependant pour déclencher plusieurs oscillations du foliole. En tous les cas, le foliole du *Desmodium gyrans* exige, pour fonctionner, un excitant constant qui est ici la lumière. Nous verrons, dans le chapitre relatif à l'influence du courant chez les Characées, que les pulsations peuvent être engendrées par l'excitant électrique constant qui remplace, pour ainsi dire, la lésion permanente dans le schéma d'Osterhout. Par conséquent, l'excitant n'est pas spécifique ; il suffit qu'il puisse se localiser en un point particulier et qu'il soit durable. Il n'y a donc pas d'impossibilité à ce que la lumière agisse comme le courant constant.

Bose [10] a étudié également les mouvements rythmiques des folioles de *mimosa pudica* et de *biophytum sensitivum*, qui, à l'état normal, ne sont pas oscillants mais qui, sous l'influence de fortes excitations, peuvent fournir un plus ou moins grand nombre de réponses. Bose a montré en particulier sur le *biophytum sensitivum* et sur d'autres tissus des réponses électriques rythmiques sous l'influence d'une forte excitation. Ces résultats ne sont pas pour nous surprendre, puisque nous savons qu'une forte excitation sur les Characées a pour résultat la création d'une négativité permanente qui engendre une série de réponses rythmiques. Là encore, le parallélisme entre les Characées et les plantes supérieures est satisfaisant.

Tout ceci est encore bien hypothétique mais pourrait servir de point de départ à des recherches futures.

Bose [10] a également étudié des phénomènes rythmiques électriques qui se produiraient dans le liber des plantes et qui, d'après lui, seraient le signe de l'activité physiologique

des cellules véhiculant la sève. A ce propos, il a parlé du « cœur des plantes ». Voici comme Bose opérait (fig. 17). Un premier contact à l'aide d'une électrode impolarisable était établi sur une partie indifférente de la plante et l'électrode reliée à l'une des bornes d'un galvanomètre sensible. L'autre borne aboutissait à un fil de platine terminé par une pointe d'aiguille et isolé électriquement, sauf l'extrémité de la pointe

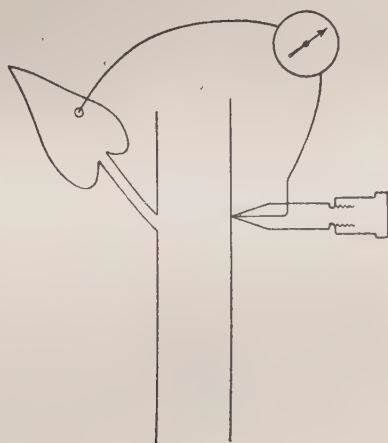


Fig. 17. — Dispositif employé par Bose pour l'étude des pulsations libériennes.

qu'on faisait pénétrer graduellement dans la tige de la plante. Tant que la pointe restait dans l'écorce et dans le parenchyme le galvanomètre était immobile, mais au moment où la pointe atteignait un faisceau libérien, on voyait apparaître des réponses électriques que Bose interprétait comme l'activité normale du liber. Ces oscillations n'apparaissent pas tout de suite après l'enfoncement de la sonde, mais seulement après un repos de quelques minutes. Avec MM. Mayer et Plantefol, qui s'intéressaient à la question de montée de la sève, nous avons, en collaboration, repris les expériences de Bose. Les résultats obtenus ne permettent pas de maintenir la théorie qui a été proposée par ce savant, et nous ont montré que les phénomènes qu'il avait observés doivent être attribués à la pulsation par traumatisme. Le matériel choisi

par Plantefol était le chrysanthème, en raison de la disposition particulièrement nette du liber formant un anneau continu qui permettait d'enfoncer la sonde à coup sûr jusqu'à son niveau. Nous avons obtenu des réponses électriques très amples, de 15 à 20 millivolts, généralement irrégulières mais parfois s'organisant en un système rythmique assez cohérent. Les fréquences étaient de l'ordre de la seconde et, comme dans les expériences de Bose, les pulsations ne débutaient pas immédiatement, mais après un repos de quelques minutes. Le rythme assez lent au début augmentait de fréquence, puis après un certain temps, les réponses s'espaçaient de plus en plus, et au bout d'une demi-heure, parfois beaucoup moins, le phénomène s'arrêtait.

Rien ne nous permet de croire à une différence fondamentale entre les résultats que nous avons obtenus et ceux de Bose, mais ceci est assez difficile à dire étant donné que Bose n'a fourni dans ses ouvrages que des petits fragments de graphiques de réponses électriques, comportant trois ou quatre réponses, alors que, seuls, des graphiques portant au moins sur une demi-heure d'expérience auraient pu nous renseigner.

Toutes réserves faites sur l'identité du phénomène observé par Bose et celui que nous avons étudié, nous pouvons affirmer que le nôtre possède tous les caractères des phénomènes pulsants, causés par traumatisme, que nous avons étudiés sur les Characées, et qu'Umrath [6] a même réussi à faire naître à l'aide d'une simple piqure. D'ailleurs, le fait que la sonde n'enregistre pas d'oscillations lorsqu'elle est enfoncée dans le tissu parenchymateux peut s'expliquer facilement si on considère la dimension faible des cellules par rapport à la pointe de la sonde, et si l'on se rappelle que les communications protoplasmiques sont fort ténues d'une cellule à l'autre, alors que, dans les tissus libériens, les cellules sont fort longues et que les communications protoplasmiques par les cribles sont si faciles, qu'on peut considérer le faisceau libérien comme une seule masse continue de protoplasme. Cette disposition du liber réalise des conditions analogues à celles de l'entre-nœud de *Chara* et le rend propre, par conséquent, à pulser

sous l'influence du traumatisme causé par la piqûre de l'aiguille.

Nous allons examiner maintenant les réponses rythmiques chez les tissus animaux et voir comment on peut les rapprocher des faits que nous venons de passer en revue.



CHAPITRE IV

COURANTS D'ACTION RYTHMIQUES CHEZ LES TISSUS ANIMAUX COMPARAISON AVEC LES CHARACÉES

Le tissu rythmique par excellence est assurément le cœur ; mais le problème, pour cet organe, se présente avec une si grande complication, étant donné le grand nombre de cellules tant musculaires que nerveuses qui entrent dans la composition du tissu, que nous n'envisagerons pas tout d'abord son cas.

Nous nous sommes en effet proposé de comparer les phénomènes rythmiques chez les nerfs ou les muscles, avec ceux qui se produisent dans les cellules de plantes telles que les Characées, et pour cela il nous faut opérer sur une ou un petit nombre de cellules pour obtenir une image simple du phénomène et pouvoir l'analyser convenablement. L'emploi du conducteur filiforme qui constitue l'axone permet de recueillir des ondes simples, facilement analysables, où l'on peut déterminer avec précision les centres pulsants.

C'est E. D. Adrian [11] et son Ecole qui ont étudié les premiers, avec précision, les phénomènes rythmiques sur les nerfs sensitifs. Il a décrit les trains d'influx engendrés par leurs terminaisons sous l'influence de certaines excitations, et montré qu'il ne s'agissait pas là d'une propriété particulière, car il peut obtenir des réponses rythmiques analogues en déposant un cristal de BaCl_2 sur certains nerfs de mammifères. F. Lippay [12] a montré l'origine nerveuse des contractions rythmiques du muscle immergé dans des colorants photosensibles (hématoporphyrine ou éosine) lorsqu'on l'éclaire fortement. E. Schiltz et C. Veil [13] ont établi que la contraction



Fig. 18. — Appareil électrique de *Torpedo marmorata*. Pulsations provoquées par le percement d'un prisme. La sinusoïde placée sous l'enregistrement donne le 100^e de seconde.

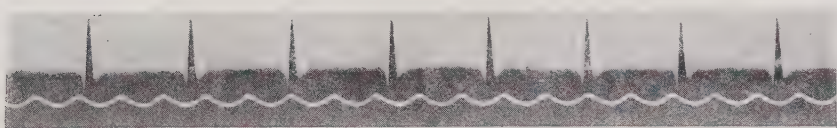


Fig. 19. — Pulsations du muscle Sartorius de la Grenouille provoquées par un cristal d'hyposulfite. Le temps est marqué en centièmes de seconde.



Fig. 20. — Pulsations de nerf de *Cancer pagurus* provoquées par l'action d'un cristal d'hyposulfite. La sinusoïde représente le 100^e de seconde.



Fig. 23 et 24. — En 23, rythme dédoublé sur le muscle Sartorius de la Grenouille, n'apparaissant que sur la seconde électrode. Enregistrement diphasique.

En 24, exemple de rythme dédoublé sur le nerf de Crabe.

La sinusoïde placée sous les enregistrements donne le 100^e de seconde.

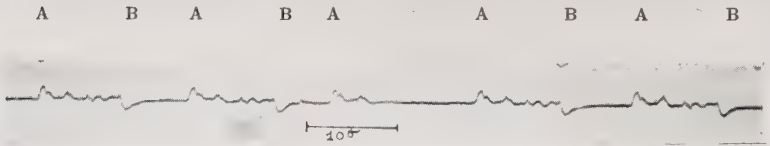


Fig. 25 bis. — Exemple de blocage entre les deux électrodes sur le nerf de Crabe. La ligne noire placée sous le graphique représente le 100^e de seconde.

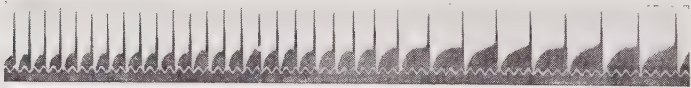


Fig. 26. — Pulsations électriques provenant d'un muscle (couturier de Grenouille) soumis à l'action d'un cristal d'hyposulfite de soude. Enregistrement à l'oscillographe de Dubois, après amplification. $T = 16^\circ$. Temps en 1/100^e de seconde.

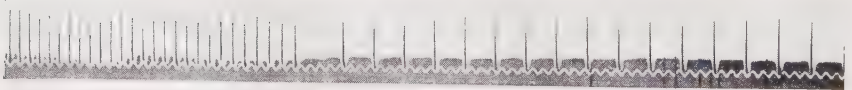


Fig. 28. — Changement de fréquence avec lacune intermédiaire sur le Sartorius de la Grenouille. Temps en 100^e de seconde.

guanidique des muscles avait pour origine un empoisonnement nerveux. En collaboration avec A. Fessard [14], nous avons montré que si l'on perce un prisme de l'appareil électrique de la torpille, on peut déclencher une série de réponses rythmiques pouvant durer plusieurs secondes (voir fig. 18, pl. II). Nous avons pu [15] encore déclencher dans le muscle des réponses électriques rythmiques en faisant agir un cristal d'hyposulfite sur un muscle de grenouille; ici les réponses sont toutes semblables par suite de la mise en jeu d'un même petit groupe de myones (voir fig. 19, pl. II). Dans cette activité le rôle des terminaisons motrices est important, et le phénomène est particulièrement démonstratif lorsqu'on place le cristal au voisinage du point moteur du muscle; mais le muscle lui-même n'est pas dépourvu de la possibilité de pulser. Si on place le cristal sur la partie dépourvue de nerf d'un couturier de grenouille, on peut obtenir aussi des phénomènes rythmiques dans les mêmes conditions. Un muscle dont le nerf est dégénéré est capable de pulser; ceci est d'autant plus frappant que, dans le phénomène de dégénérescence, ce sont les terminaisons nerveuses qui sont touchées les premières. Rien ne permet de distinguer les pulsations purement musculaires de celles qui sont déclenchées par le nerf et, les auteurs, en particulier E. Adrian [11], qui se sont occupés de la réponse rythmique des nerfs et des terminaisons nerveuses, admettent un état d'excitation constant du nerf sous l'influence d'un stimulus durable. Le rythme des réponses proviendrait de l'existence d'une période réfractaire dans le tissu stimulé.

A. Fessard [16] a montré que les schémas proposés par différents auteurs pour rendre compte de la rythmicité des tissus pouvaient tous se ramener à un groupe bien déterminé de phénomènes physiques, ceux des oscillations de relaxation dont la théorie générale a été faite par Van der Pol [17] qui en fit d'ailleurs une application au fonctionnement cardiaque.

L'étude d'Osterhout et Hill sur *Nitella* va nous permettre de préciser cette notion d'excitation constante en l'identifiant au courant de repos existant entre une partie lésée du tissu et une partie voisine saine.

L'ensemble de ces phénomènes rythmiques, obtenus avec des tissus végétaux tels que des cellules (Chara) ou un tissu.

libérien (chrysanthème), comme avec des tissus animaux tels que des nerfs (crabe), des muscles typiques (grenouille) ou des appareils complexes (torpille) nous ont conduit, A. Fessard et moi, à considérer la rythmicité comme une propriété fondamentale de la cellule vivante, et reliée à sa polarisation.

Ajoutons que déjà, Osterhout et Hill avaient entrevu cette généralisation à propos des Characées en faisant un rapprochement entre les résultats de leurs expériences et celles d'Adrian, mais ils n'ont pu, à l'aide de la méthode de stimulation chimique qu'ils utilisaient pour les plantes, réussir à stimuler un nerf.

Nous allons examiner l'évolution en fonction du temps de toute une série de systèmes pulsants chez les tissus animaux, et montrer que l'analogie initiale entre ces différents phénomènes peut être développée, d'une façon détaillée. Toute expérience réalisée sur les courants d'action rythmiques des tissus animaux peut être répétée identiquement sur les tissus des Characées. C'est ainsi, par exemple, qu'un cristal déposé à la surface d'un nerf de crabe, engendre une série de pulsations (voir fig. 20, pl. II) analogues à celles qu'il fait naître sur un entre-nœud de *Chara*. L'expérience citée plus haut sur l'appareil électrique de la torpille, fournit des résultats comparables à ceux qui ont été obtenus par Umrath, lorsqu'il perceait avec l'aiguille d'un micromanipulateur la couche protoplasmique d'une entre-nœud de *Nitelle*. Quant à la variation du rythme en fonction du temps, nous allons trouver des analogies profondes entre les phénomènes cellulaires des Characées et les pulsations des tissus animaux.

Evolution générale des pulsations causées par traumatisme chez les tissus animaux.

Nous avons donné dans le chapitre précédent la courbe de l'évolution des fréquences pour les pulsations des Characées lorsqu'un point rendu négatif engendre des réponses rythmiques. Il y a une ressemblance d'allure entre cette courbe et celle que l'on peut établir à partir des pulsations des tissus animaux. Lorsqu'on crée un point pulsant par traumatisme,

comme c'est le cas, par exemple, pour un appareil électrique de torpille percé par une aiguille, ou lorsqu'on place un cristal à la surface d'un muscle, la fréquence des pulsations évolue dans le temps suivant une courbe qui ressemble beaucoup, comme le montre notre figure, à la courbe de l'évolution des fréquences pour un entre-nœud de Characées. Nous en donnons un exemple figure 21. En A, c'est la courbe d'évolution

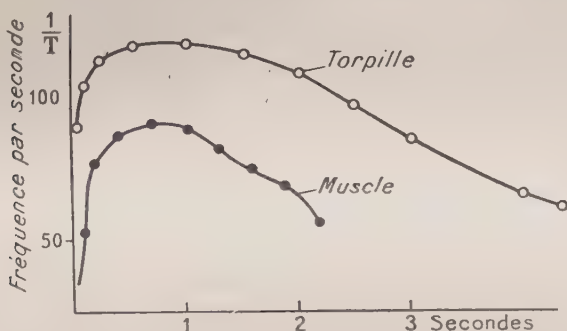


Fig. 21. — Comparaison entre l'évolution de la fréquence des pulsations :

- 1^o Dans le cas du percement d'un prisme d'appareil électrique de torpille ;
- 2^o Dans le cas d'un muscle de grenouille soumis à un cristal d'hyposulfite.

des pulsations musculaires, et en B celle d'un prisme de l'appareil électrique de torpille. Dans la figure 25 nous donnons l'évolution des pulsations dans un entre-nœud de *Chara* et l'on peut juger de la ressemblance d'allure. La seule différence, c'est que l'échelle des temps est mille fois plus petite pour les Characées. Nous n'insistons pas beaucoup sur cette ressemblance, mais il faut cependant remarquer que, si les courbes sont semblables lorsqu'il s'agit d'évolution causée par des traumatismes, leur allure serait très différente si l'on comparait l'évolution des pulsations provoquée par d'autres méthodes. Il est donc probable que la ressemblance des courbes n'est pas fortuite, mais résulte de l'évolution générale de la négativité de lésion dans toute cellule vivante (1).

1. Sur les plantes, comme sur les tissus animaux, le courant de lésion

Variations discontinues du rythme dans les tissus animaux. Rythme dédoublé.

Tsai [18], en obligeant la décharge sensorielle naturelle à franchir une zone narcotisée, a montré que cette zone pouvait bloquer une onde sur deux de sorte qu'on enregistrait au delà de la zone un rythme deux fois plus lent que le rythme normal. Sur le nerf de crabe, nous avons pu obtenir des tracés qui sont tout à fait identiques à ceux que nous avons enregistrés chez les Characées, ces tracés ayant été obtenus

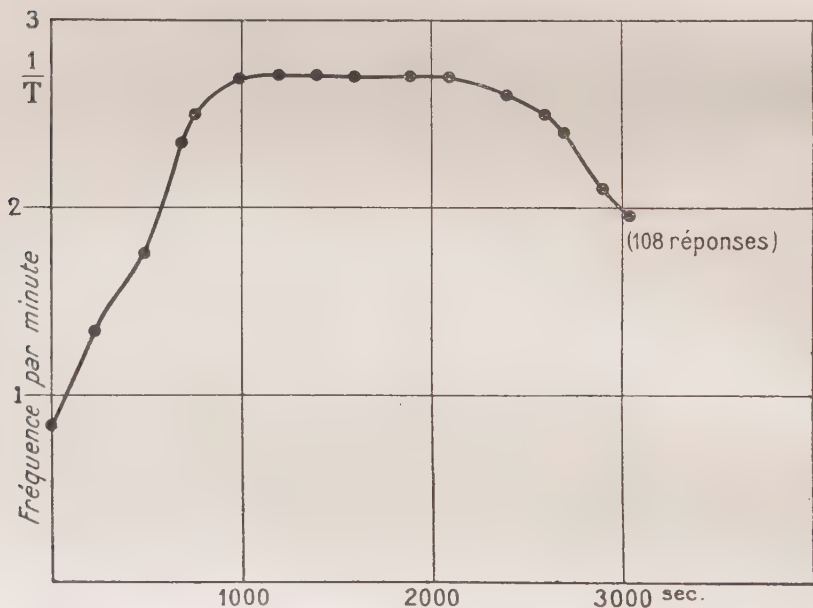


Fig. 25. — Evolution de la fréquence des pulsations causées par traumatisme chez *Chara*.

par la même technique. Nous donnons figures 23 et 24, pl. II *bis*, en haut sur le muscle (23), en bas sur le nerf (24), deux exemples de rythme qui se dédouble.

n'atteint pas immédiatement sa valeur maximum mais le potentiel continue à croître, quelques secondes après la création de la lésion. Puis, après être resté stable pendant un temps plus ou moins long, il décroît assez rapidement au début, puis, de plus en plus lentement. Son évolution rappelle donc un peu la forme de l'évolution de la fréquence des pulsations.

Les pulsations étaient engendrées par un cristal d'hyposulfite déposé à la surface d'un mince filet nerveux de crabe. Nous avons décrit, dans l'introduction, comment on pouvait obtenir deux ondes simples inverses en ne disposant que de quelques centimètres entre les deux électrodes réceptrices. Dans un de nos enregistrements, un bloc naturel s'était formé entre les deux électrodes, comme dans notre expérience sur *Nitella*. Voici une portion de graphique (fig. 25 bis, pl. II bis), qui illustre le fonctionnement de ce bloc. Quoique les ondes ne soient pas très simples, par suite du fonctionnement de plusieurs axones à la fois, on peut cependant clairement reconnaître le moment où l'onde complexe passe sur la première électrode en A, et en B sur la deuxième. On peut reconnaître que l'onde B manque de temps en temps sur la seconde électrode : c'est ce qui s'est produit au milieu de l'enregistrement cité. Nous avons trouvé que le blocage est précédé d'une variation de la vitesse qui passe de 2,29 m. avant le bloc, à 2,77 m. lorsque le blocage cesse.

Variation du rythme par paliers avec transition.

Nos expériences montrent également des variations de rythme par paliers, séparés par une courte portion où celui-ci varie du 1^{er} au 2^e palier. Ces variations, pas plus que chez les *Chara*, ne peuvent s'expliquer par l'existence d'un bloc. Nous en donnons un exemple enregistré sur le muscle couturier de grenouille (fig. 26, pl. II bis). Malheureusement, comme nous avons affaire à un tissu plus complexe qu'un simple entre-nœud de *Nitelle*, nous ne savons pas s'il s'agit du passage d'un centre pulsant à un autre, ou bien si la lésion a franchi la bifurcation d'un axone, trouvant ainsi des conditions de période réfractaire différente. Cependant, si l'on considère la grandeur des réponses des pulsations électriques dans le cas considéré, où presque tout le muscle semble intéressé, il faut admettre la synchronisation d'un grand nombre d'axones, ce qui rend l'hypothèse de la bifurcation bien improbable. Nous donnons (fig. 27) la variation de la fréquence de l'enregistrement, dont la figure 26 présente une partie, prise au moment du changement de rythme.

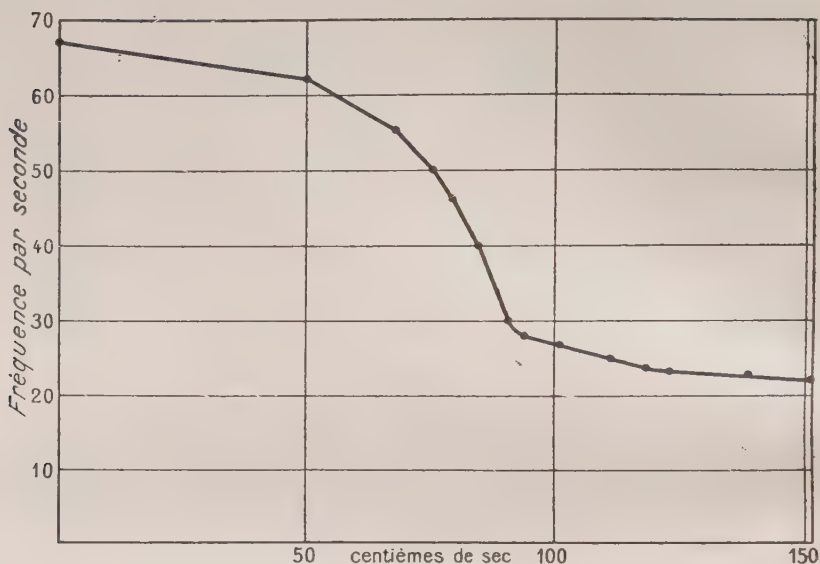


Fig. 27. — Changement de fréquence avec évolution, pour une vieille préparation de *Sartorius* de grenouille, pulsant sous l'action d'un cristal d'hyposulfite.

Variations brusques qui ne peuvent être attribuées à des blocages.

Il n'est pas rare de trouver, sur les pulsations rythmiques des tissus animaux, des variations brusques du rythme qui ne peuvent être attribuées à un bloc, puisque la nouvelle fréquence n'est pas un multiple ou un sous-multiple simple de la fréquence précédente. Dans ce cas, comme chez les Characées, une lacune plus ou moins importante précède la nouvelle fréquence. Nous n'insistons pas sur l'explication de ce phénomène, puisqu'il peut être expliqué de la même façon que chez les Characées, où les points pulsants semblent se relayer l'un l'autre par un mécanisme simple. Nous en donnons un exemple pris sur les pulsations musculaires provoquées par un cristal d'hyposulfite (fig. 28, pl. II *bis*).

D'ailleurs la justification de ces relayages d'un point pulsant par un autre, sera amplement fournie, lorsque nous étudierons l'action du courant constant sur les Characées.

En résumé, nous voyons que l'évolution des pulsations spontanées ou provoquées par des agents chimiques est semblable chez les tissus animaux et chez les Characées et que l'hypothèse émise pour expliquer l'existence des pulsations pour les uns peut être acceptée également pour les autres. Le parallèle va se poursuivre dans les chapitres suivants, surtout entre les pulsations des nerfs non myélinisés, comme les nerfs de crustacés, et celles des entre-nœuds de Characées.

La nécessité d'établir des expériences parallèles entre tissus animaux et végétaux nous a amené à utiliser presque exclusivement, pour nos expériences, des nerfs non myélinisés, comme les nerfs de crabe, et des entre-nœuds de Characées. Ce choix est simplement dû au fait que ces deux espèces de tissus présentent un protoplasme nu, sans entourage de myéline et sous la forme d'un conducteur longitudinal de section constante (1). C'est grâce à ces dispositions physiques que nous allons pouvoir établir toute une série d'expériences parallèles qui tendent à montrer l'identité des processus des phénomènes rythmiques dans les tissus animaux et dans les tissus végétaux. Il ne serait pas possible d'établir des parallèles entre un tissu animal quelconque, et un tissu végétal pris au hasard, et cela non pas en raison d'une différence fondamentale de structure protoplasmique, mais simplement en raison de dispositions morphologiques, obstacles superficiels mais quasiment insurmontables.

Nous allons voir, dans le chapitre suivant, comment se comportent les phénomènes rythmiques lorsque, par excitation électrique, on introduit une nouvelle onde négative au milieu du système pulsant.

1. Les nerfs myélinisés ne sont que relativement réfractaires à l'entretien d'un système pulsant, puisque, avec A. Fessard, nous avons pu obtenir des pulsations sur l'appareil électrique de *torpedo marmorata*, en plaçant un petit cristal d'hyposulfite sur les petits filets nerveux qui se détachent du tronc principal des nerfs à l'endroit où ils viennent innover l'appareil électrique.



CHAPITRE V

ONDE SUPPLÉMENTAIRE INTERCALÉE DANS UN SYSTÈME RYTHMIQUE.

D'après l'hypothèse d'Osterhout et Hill, on peut savoir d'avance ce qui va se passer lorsqu'on intercale une réponse supplémentaire sur un tissu pulsant. Si on admet, en effet, comme ces auteurs, que le rythme des pulsations est déterminé par la vitesse de repolarisation du tissu entre le moment où une onde négative l'a dépolarisé et le moment où la repolarisation est suffisamment avancée pour que le courant de lésion (dû au fait qu'un point reste constamment dépolarisé) puisse déclencher une nouvelle onde, il est facile de prévoir que, si on introduit une excitation donnant naissance à une onde négative, celle-ci aura pour effet de dépolariser le tissu et par conséquent de décaler le système pulsant à partir de la nouvelle onde. Nous allons exposer trois cas particuliers dans lesquels cette expérience a été réalisée.

1^{er} CAS : *Introduction d'une onde supplémentaire dans un entre-nœud de Characée.* — On choisit pour cette expérience un entre-nœud de *Chara* en bon état physiologique, placé dans une chambre humide sur des électrodes d'argent recouvertes de papier-filtre imbibé d'eau de source. Une paire d'électrodes est placée vers une extrémité de l'entre-nœud, c'est elle qui recueillera la variation négative ; une seconde paire, placée vers l'extrémité opposée, doit servir à exciter la repolarisation.

On provoquera alors des pulsations, soit par la méthode d'Osterhout (goutte de toxique déposée à la surface de l'entre-nœud), soit par celle d'Umrath (piqûre). On peut, de préfé-

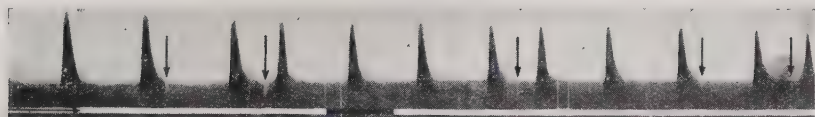


Fig. 29. — Exemples de décalages de rythme provoqués par des excitations (flèches verticales intercalées dans une série de pulsations. La 1^{re} et l'avant-dernière sont inefficaces, mais amènent un léger allongement de la période naturelle). Le gros trait correspond à 1 minute.



Fig. 30. — Préparation rythmique de *Chara foetida*. Inefficacité des excitations lorsque le rythme est trop rapide (côté gauche du graphique) et au contraire, efficacité (3^e flèche) lorsque le rythme s'est brusquement ralenti. Le trait noir représente une minute.

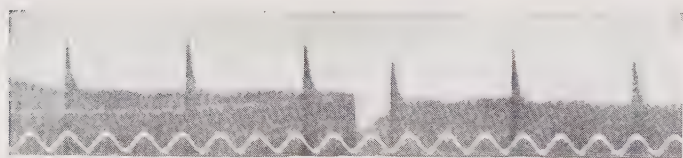


Fig. 31. — Pulsations d'un nerf de Crabe, après application d'un cristal d'hyposulfite de soude. La 4^e onde est due à une excitation électrique dont la diffusion a perturbé la ligne de base. Temps en centièmes de seconde.

rence, utiliser les pulsations spontanées qui apparaissent généralement dans la préparation (v. p. 24), et dont l'origine est généralement située vers le milieu de l'entre-nœud.

Les pulsations, dans ce dernier cas, étant plus espacées que la durée de la période réfractaire absolue, il est facile, en le stimulant à l'aide de la paire d'électrodes excitatrices, d'intercaler une onde supplémentaire qui naîtra avant l'onde spontanée. On ne peut provoquer une telle onde que lorsque l'on fait tomber l'excitation un certain temps après l'onde naturelle. Dans une de nos expériences (voir fig. 29, pl. III), le stimulus était efficace lorsqu'il tombait 26 secondes 5 après l'onde naturelle ; au contraire à 25 secondes 5 le stimulus était inefficace. La période réfractaire absolue est donc comprise entre ces deux valeurs. Parfois, on obtient, après la pulsation intercalaire, un allongement de l'intervalle tel qu'on l'observe sur le ventricule du cœur ; mais ce fait se produit surtout chez les entre-nœuds en mauvais état physiologique et vers la fin des pulsations ; à ce stade la préparation exige alors de fortes excitations. Il est probable que, dans ce cas, la diffusion du courant excitant atteint la zone pulsante pour en changer la polarisation. Il arrive parfois que, lorsque les pulsations sont trop rapprochées les unes des autres, il ne soit pas possible d'introduire une onde supplémentaire, même en excitant à un moment très voisin de celui où l'onde naturelle devrait naître. On se trouve alors dans le même cas que dans l'expérience d'Osterhout sur *Nitella*. Voici figure 30, pl. III, un graphique qui illustre ce cas : dans la première partie, les excitations introduites sont inefficaces ; au contraire, dans la seconde moitié, un changement de rythme ayant eu lieu, les ondes sont suffisamment écartées pour qu'un stimulus soit efficace. Il est probable que, dans les expériences d'Osterhout, la lésion produite par la goutte d'eau chloroformée était trop intense et engendrait une différence de potentiel bien supérieure à la rhéobase. Dans le cas des ondes espacées des *Chara*, la différence de potentiel engendrée par la zone lésée était minime et ne pouvait exciter l'entre-nœud que lorsque la récupération était beaucoup plus avancée et que l'entre-nœud avait dépassé largement le temps de la période réfractaire absolue. Nous avons constaté que la rhéobase est alors très abaissée, et qu'une petite diffé-

rence de potentiel se montre suffisante pour déclencher une onde. Le courant de lésion d'un entre-nœud est de 0,15 V, comme nous l'avons signalé dans notre introduction. Lorsque l'entre-nœud est bien reposé, on peut l'exciter avec une différence de potentiel égale au quart de cette valeur. Blinks [19], dans une expérience effectuée sur *Nitella*, excitait l'entre-nœud à l'aide d'un courant appliqué par deux électrodes l'une à l'extérieur, l'autre piquée à l'intérieur de la vacuole ; il a pu ainsi déclencher un courant d'action avec une différence de potentiel de 15 millivolts seulement. On voit donc que la marge entre la rhéobase et la valeur du potentiel de repos est plus grande que ne l'indiquent les chiffres trouvés en excitant à travers la membrane cellulosique. Cette différence est due à la diffusion du courant qui est dérivé à l'extérieur de la Nitelle, tandis que dans l'expérience de Blinks le courant passe entièrement à travers le protoplasme qu'il doit exciter. Il faut donc admettre que le courant de repos est environ égal à dix fois la rhéobase.

2^e CAS : *Onde supplémentaire intercalée dans un système à pulsations rythmiques physiologiques de terminaisons sensibles.*
— La première expérience réalisée sur une fibre unique a été faite par Matthews [18], sur l'axone émanant d'un organe récepteur de la sensibilité musculaire. Il a pu étudier les réponses rythmiques d'un seul récepteur en s'adressant à un très petit muscle de la grenouille. Si l'on tire sur le tendon de ce petit muscle, on voit naître dans le nerf afférent du récepteur une série régulière d'influx. B. C. Matthews [20] a pu intercaler par excitation du nerf une onde descendante, et il vit que le rythme des décharges sensorielles se trouve décalé à partir de ce nouvel influx. Notons ici qu'il s'agit d'un appareil sensoriel particulier qui fonctionne rythmiquement sous l'influence d'une excitation physiologique, en l'espèce la pression exercée par l'étirement du muscle, et qu'il ne s'agit pas de lésion comme dans les expériences que nous avons citées dans le chapitre. Avec A. Fessard [21] nous avons pu réaliser sur le nerf de crabe une expérience en tout semblable à celle de Matthews. On fait pulser le nerf d'une façon rythmique en plaçant à sa surface un cristal d'hyposulfite ; on crée ainsi un centre de

pulsation dont les influx rythmiques ressemblent à ceux de l'expérience de Matthews tout en ayant une origine différente. Dans son cas en effet il s'agit d'un phénomène physiologique, alors que dans notre cas il s'agit d'un phénomène traumatique. On peut encore déclencher des pulsations sur le nerf de crabe en lésant localement à l'aide d'une pince fine une préparation légèrement déshydratée, ou bien encore en éclairant un nerf photo-sensibilisé à l'éosine. Toutes ces actions ont pour résultat la création d'un centre de pulsations plus ou moins durables, mais c'est avec l'hyposulfite que le phénomène est le plus constant.

L'expérience est difficile à réussir, car l'excitation électrique s'adresse aussi bien aux axones soumis à l'influence du système pulsant qu'à ceux qui ne pulsent pas : l'onde supplémentaire introduite ne peut donc pas être comparée aux ondes pulsantes. En s'adressant à un très petit filet nerveux, il arrive le plus souvent que l'action du cristal fait pulser en même temps tous les axones de la préparation. Ceci est rendu possible par la tendance à la synchronisation, qui est une caractéristique constante des phénomènes de pulsation.

Il est préférable de s'adresser à des crustacés de forte taille qui, possédant des tissus nerveux plus gros, permettent de préparer un filet nerveux comportant un nombre réduit d'axones.

Nous avons choisi *Cancer pagurus* ; on prélève une patte dont on détache délicatement l'extrémité de l'article en tirant doucement sur celui-ci ; on entraîne ainsi tous les nerfs qui se rendent à cet article sous la forme d'une masse bien cylindrique, sans bifurcations. L'absence de bifurcations est importante puisque, comme l'a signalé A. Monnier, celles-ci donnent lieu à des enregistrements aberrants du courant d'action, l'extrémité coupée de la bifurcation formant électrode accessible. Si l'on prend le nerf ainsi préparé et qu'on l'agite doucement dans un bac d'eau de mer, le nerf se scinde de lui-même en un grand nombre de filets nerveux ; on peut en choisir un très fin, sans traumatisme.

Ce mode de préparation fort simple à l'avantage de n'exiger qu'un minimum de dissection, et permet de préparer des filets nerveux très fins sur une grande longueur, ce qui est très

précieux pour l'expérimentation. On place dans la chambre humide la préparation sur des électrodes d'argent recouvertes de papier-filtre imbibé d'eau de mer et l'on écrase le nerf sous la seconde électrode réceptrice de façon à obtenir des enregistrements monophasiques ; enfin, on place les électrodes excitatrices entre le cristal d'hyposulfite et l'électrode réceptrice. Au moment où l'on voit apparaître les pulsations régulières, on excite le nerf périodiquement en ouvrant et fermant le plus rapidement possible un courant électrique à l'aide d'une clé de Morse. Les excitations tombent au hasard des pulsations, mais lorsque l'une d'elles est efficace, la réponse supplémentaire obtenue est exactement semblable aux réponses rythmiques, comme on peut le voir sur la figure 31, pl. III. Le moment où tombe l'excitation correspond à la diffusion du courant excitant jusqu'à l'électrode réceptrice ; il est rendu visible par une brusque dénivellation de la ligne du zéro, reconnaissable nettement sur notre cliché où l'on peut voir que le rythme normal reprend à partir de l'onde intercalée comme dans l'expérience de Matthews. En particulier, on pourra comparer la figure 31 avec celle que nous avons donnée à propos des Characées (fig. 29). La seule différence entre l'expérience du nerf de crabe et celle des Characées, c'est que l'échelle des temps est marquée en centièmes de secondes dans le cas de la première, alors que pour la seconde l'unité de temps est la minute. Cette différence dans l'échelle des temps est explicable dans l'hypothèse de Osterhout et Hill si on admet que le rythme le plus rapide des pulsations est déterminé par la vitesse de repolarisation du tissu après un influx qui l'a dépolarisé. La période réfractaire absolue mesure cette vitesse de repolarisation et, dans le cas du nerf de crabe, elle est de l'ordre d'une fraction de centième de seconde, alors que chez les Characées elle se compte par dizaines de secondes. Si l'on compare les nerfs des crustacés et les tissus des Characées, on observe le même rapport entre la fréquence de leurs pulsations et leur excitabilité mesurée par la chronaxie.



CHAPITRE VI

INFLUENCE DU COURANT CONSTANT SUR LES CELLULES DE « CHARA »

Osterhout et Hill ont insisté sur la nécessité d'un gradient de potentiel suffisamment abrupt pour créer, à l'aide d'une goutte de substance chimique, un centre de pulsations sur un entre-nœud de Nitelle.

Donc, si nous voulons faire pulser une cellule de Nitelle à l'aide du courant constant, il faut que les deux électrodes que nous plaçons en contact avec la préparation soient suffisamment éloignées l'une de l'autre pour que la différence de potentiel négative créée par la cathode ne soit pas en partie neutralisée par le voisinage de l'anode. Or, dans leurs expériences, Osterhout et Hill ne disposaient que de 5 cm. sur leurs entre-nœuds, aussi n'ont-ils pas pu obtenir de pulsations par le courant constant ; nous avons réussi (D. Auger [22]) en augmentant considérablement la distance des électrodes, en les éloignant de plusieurs entre-nœuds. Nos expériences ont porté sur des entre-nœuds de *Chara vulgaris*, et même sur leurs rhizoïdes, qui sont dépourvus de cortication, ce qui montre que celle-ci n'entre pas plus en ligne de compte dans le phénomène de pulsations provoquées que dans la forme de la variation négative (p. 19).

Les pulsations débutent dès qu'on a fermé le courant, au voisinage de la cathode ; elles durent aussi longtemps qu'on maintient le courant fermé et s'arrêtent brusquement lorsqu'on le rompt. Si c'est l'électrode positive qu'on a placée sur l'entre-nœud, on n'observe rien pendant la fermeture du courant et au contraire, à l'ouverture, on note quelques pulsations de fréquence décroissante. Nous avons vu plus haut

la condition nécessaire pour obtenir des pulsations à la fermeture du courant, lorsque l'électrode négative est d'abord placée sur un entre-nœud.

Voici comme nous avons opéré : nous prenons trois entre-nœuds consécutifs, 1, 2, 3 (fig. 32). Sur 1, nous mettons une électrode positive : A , du circuit excitant. Sur 2, nous disposons à 2 cm. de l'extrémité l'électrode B , négative qui sera chargée de la dépolariser d'une façon constante et d'y créer un centre de pulsations. Sur le même entre-nœud, nous pla-

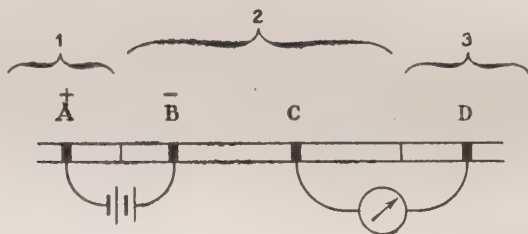


Fig. 32. — Disposition de l'expérience pour faire pulser les entre-nœuds de Characées à l'aide du courant constant.

çons également l'électrode C , chargée de recueillir les ondes de pulsations issues de B . Enfin, sur l'entre-nœud 3, nous plaçons la deuxième électrode D du circuit enregistreur. L'onde issue de B ne pouvant atteindre le troisième entre-nœud, nous enregistrons les ondes de pulsations sous forme monophasique. Grâce à ce dispositif, nous pouvons éloigner suffisamment les deux électrodes du circuit excitant. Dans ces conditions, il est facile en fermant le courant, dont la force électromotrice est environ deux ou trois fois la rhéobase, de faire naître une série de réponses qui partent du point qu'on a dépolarisé. Les ondes successives sont d'abord très rapprochées les unes des autres, mais bientôt elles s'espacent de plus en plus pour s'arrêter, ou bien se stabiliser à une fréquence constante très inférieure à la fréquence initiale.

A quoi faut-il attribuer cette évolution de la fréquence ? Etant donné le rapprochement des ondes au début de l'expérience, on peut supposer que ce ralentissement du rythme est dû à un phénomène de fatigue générale de l'entre-

nœud qui se repolarise plus lentement après chaque réponse. Il n'en est rien, car cette évolution se fait beaucoup plus rapidement que dans le cas des ondes spontanées ou provoquées chimiquement ; d'ailleurs, si on augmente le voltage du circuit constant, on peut voir le rythme reprendre à une fréquence plus élevée. Voici quelques exemples d'évolution de la fréquence des pulsations en fonction du temps pour un entre-nœud soumis au courant constant et pour un autre, pulsant spontanément (voir fig. 33). Sur notre figure, le trait

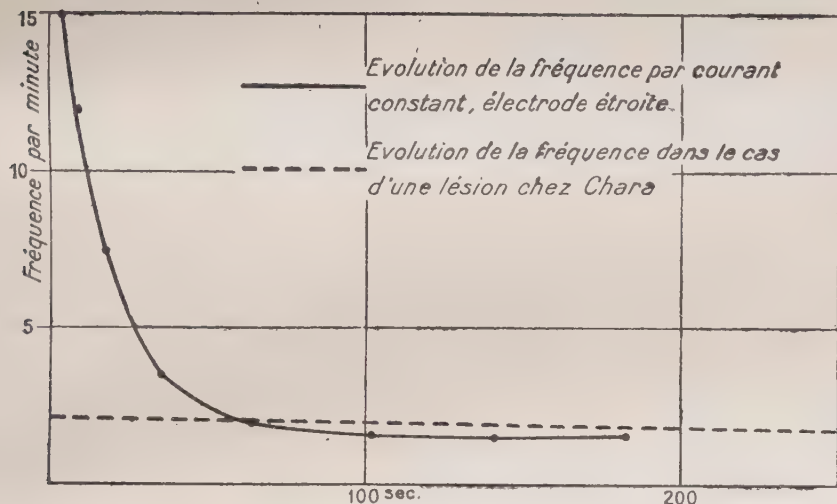


Fig. 33.

plein correspond au premier entre-nœud, et le trait pointillé au second. On peut voir que l'évolution du rythme est presque insensible dans le cas de l'entre-nœud pulsant spontanément, comparée à celle du second cas. Il ne peut donc s'agir, dans le cas du courant constant que d'un phénomène local.

Dans la figure 33 bis, pl. IV, nous donnons en A le graphique qui a permis d'établir la courbe de la figure 33. En B et C, deux graphiques pris sur un même entre-nœud, l'un avec une électrode étroite, l'autre avec une électrode large. On voit, en C, que l'évolution est insensible, quoique le rythme de départ soit plus rapide qu'en B.

La baisse de la fréquence des ondes peut s'expliquer, en tenant compte de l'hypothèse d'Osterhout et Hill relative au

gradient de potentiel (1), par deux causes : 1° une baisse de la différence de potentiel ; 2° un étalement de la différence de potentiel le long de l'entre-nœud. Nous verrons plus loin que cette baisse de potentiel est importante. Le nouveau profil résultant de cette double action ne peut déterminer la naissance d'une onde que lorsque la repolarisation de la préparation est beaucoup plus complète, puisque le temps accroit à la fois le potentiel entre les parties du tissu non soumises au courant et l'électrode négative du courant constant, et le gradient de cette différence de potentiel. Les réponses s'espaceront donc de plus en plus puisque les conditions réalisées



Fig. 34. — Dédoublément du centre rythmique A, par dépolarisation intense de l'entre-nœud entre les deux centres A' et A''.

pour la naissance d'une nouvelle onde exigeront un temps plus long.

Lorsque le courant appliqué est faible (voir schéma fig. 34), l'onde part du point où la négativité est maximum, en A. Mais si le courant est beaucoup plus intense, non seulement le point A mais les régions voisines sont complètement dépolarisés par le courant ; par suite, l'onde ne peut partir de ce point mais de deux points voisins, A' et A'', situés de chaque côté du point A. Si la pente n'est pas exactement la même en A' et en A'' l'onde ne partira pas au même instant des deux côtés de A et par conséquent nous aurons deux rythmes différents de chaque côté de l'électrode négative. C'est du côté où la pente sera la plus raide que le rythme sera le plus rapide,

1. Dans son ouvrage sur *l'Excitabilité en fonction du temps*, L. Lapicque admet que l'excitation d'un tissu en un point est déterminée par un certain gradient de dépolarisation.

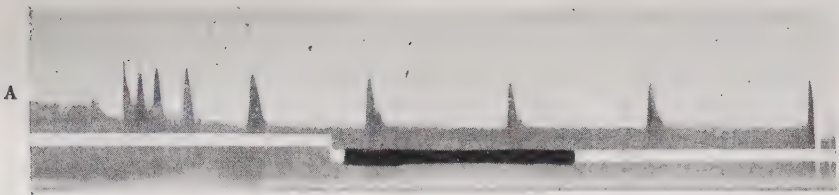
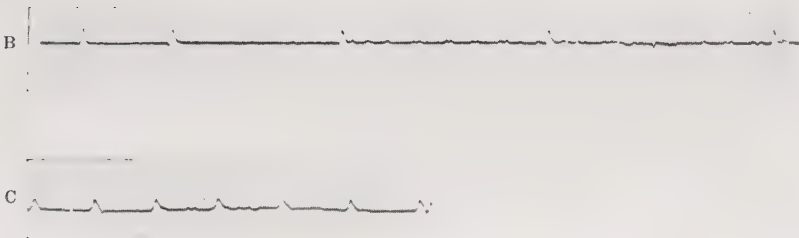


Fig. 33 bis. — Pulsations provoquées par le courant constant chez *Chara*.
Evolution de la fréquence pour une électrode étroite.
Le temps est marqué par le trait noir qui représente 1 minute.



Evolution de la fréquence sous l'influence du courant constant chez *Chara*.
En B, électrode étroite ; en C, électrode large pour la même préparation.

mais il est également possible que, si les conditions de rhéobase changent aux point A' et A'' , le rythme soit plus rapide du côté où cette rhéobase est la plus basse.

D'après ce que nous venons de dire, nous n'avons la possibilité de deux rythmes en A' et A'' que si le tissu est plus ou moins inexcitable en A . Nous verrons par la suite qu'il en est bien ainsi, et que l'existence de deux rythmes différents est conditionnée par la présence d'un bloc complet ou partiel de la conduction, entre les points du tissu qui sont de chaque côté de l'électrode négative.

Nous avons constaté avec A. Fessard [23] qu'en effet, très

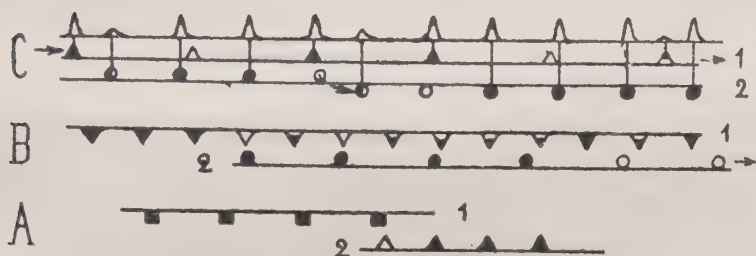


Fig. 35. — Schémas analytiques interprétant trois groupes de pulsations provenant d'une Characée parcourue par un courant constant. Les signes pleins correspondent à des ondes normales ; à demi noirs, aux ondes avortées ; en blanc, aux réponses manquées, à la place où elles devraient être. La ligne supérieure, en C, est le calque d'une portion d'enregistrement réel, analysé au-dessous.

souvent, lorsqu'on provoque les pulsations par le courant constant à l'aide d'une électrode étroite, non seulement la fréquence baisse au cours du temps, comme nous l'avons montré, mais encore qu'il y a des irrégularités du rythme qui ne peuvent s'expliquer que par l'existence de deux systèmes rythmiques.

Trois cas peuvent alors se présenter. En A, figure 35, nous avons le remplacement d'un système pulsant n° 1, dont les différentes ondes sont marquées par des carrés, par un autre système n° 2 marqué par des triangles. C'est un cas qui se présente fréquemment lorsqu'on enregistre les pulsations spontanées, et nous en avons donné des exemples dans le chapitre relatif au changement de rythme ; le second cas est schématisé en B sur la même figure. Les deux systèmes coexistent mais, suivant

que les pulsations tombent dans la période réfractaire relative ou absolue de l'entre-nœud, on obtient sur le graphique une onde complète, figurée dans notre schéma par des points ou des triangles noirs, ou bien incomplète, figurée par des triangles ou des carrés mi-partie noirs et blancs. Lorsque les pulsations tombent dans la période réfractaire absolue, il n'y a pas de production d'ondes, ce que nous avons figuré par des marques blanches. Enfin, un troisième cas peut se présenter, qui ne se distingue du schéma *B* que par la particularité suivante : lorsque les deux systèmes coïncident, on peut voir l'un d'eux se décaler à partir d'une nouvelle onde

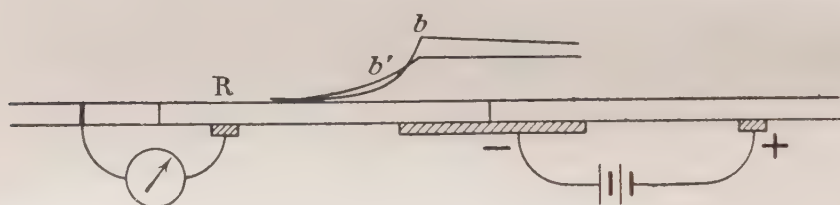


Fig. 36. — Disposition de l'expérience des pulsations par le courant constant, à l'aide d'une électrode large chevauchant deux entre-nœuds.

qui naît plus tôt que dans la succession normale des ondes. Dans la ligne *C* nous voyons le système 2 se décaler brusquement au moment où il coïncide avec le système 1. Tout se passe comme si l'on avait introduit une excitation supplémentaire, car nous savons que dans ce cas un décalage du système pulsant se produit à partir de la nouvelle onde introduite ; nous verrons plus tard l'explication de ce phénomène. Dans notre enregistrement, dont une seule portion est figurée dans la ligne *C*, il y avait jusqu'à trois décalages. Nous avons fait figurer au-dessus des deux systèmes pulsants hypothétiques la réduction du graphique dont ils représentent l'analyse.

Nous avons imaginé, pour vérifier l'hypothèse de l'évolution du gradient considérée comme la cause prédominante de l'évolution des pulsations, de changer le profil du gradient en employant une électrode large au lieu d'une électrode punctiforme. Nous l'avons figurée sur la figure 36 où elle chevauche à la fois l'entre-nœud qu'on excite et l'entre-nœud suivant.

L'électrode positive est placée sur un autre entre-nœud, comme on le voit sur le schéma figuratif et l'électrode réceptrice est placée en *R*. Avec une telle électrode large nous n'avons la possibilité que d'un seul profil excitant, celui qui est figuré en *BB'* sur notre schéma; il ne peut donc y avoir qu'un seul système pulsant. De plus, l'expérience montre qu'avec une cathode large le système pulsant évolue autrement qu'avec une cathode punctiforme. La rhéobase est souvent augmentée, mais une très petite augmentation du voltage au-dessus du voltage rhéobasique est suffisante pour déclencher les pulsations; par exemple, dans une de nos expériences avec l'électrode punctiforme, le voltage rhéobasique était de 0,3 V. et en le poussant à 1,4 V. on obtenait au moins 2 réponses, le maximum du rythme des pulsations étant atteint pour 2 volts. Au contraire, sur la même préparation avec l'électrode large, la rhéobase était 1 volt et le maximum de fréquence 1,6 V. La différence des rhéobases s'explique évidemment par la différence de densité du courant dans ces électrodes, mais ce qui est remarquable, c'est que pour l'électrode large le rythme s'établit d'emblée régulièrement. Il y a bien une évolution pour les fréquences élevées, mais elle est très lente et semblable à celle que l'on observe dans les pulsations spontanées; les irrégularités du rythme ont disparu. Pour vérifier l'inégalité des rythmes de part et d'autre d'un point rendu négatif, il suffisait d'enregistrer simultanément la variation négative de chaque côté du point pulsant. Nous avons alors pris deux oscillographes reliés à deux amplificateurs identiques, et pour qu'il n'y ait pas d'accrochage entre les deux circuits, on a réuni électriquement les deux bornes terre *T* et *T'* de l'entrée des deux amplificateurs; d'autre part, les deux autres bornes correspondant aux grilles d'entrée, étaient reliées respectivement à deux électrodes connectées à la préparation de part et d'autre du point rendu négatif (voir fig. 37), le point commun aux amplificateurs étant relié à une électrode *A* placée sur un entre-nœud autre que celui qu'on étudie. De cette façon on enregistre sur les électrodes *B* et *C* des ondes monophasiques. Les électrodes sont placées très près du point *D* rendu négatif, de façon qu'il n'y ait pas de retard de conduction entre les enregistrements de *B* et de *C*; on ferme le circuit excitant

par une électrode E placée sur l'entre-nœud suivant, à une assez grande distance pour que la diffusion du potentiel de E ne gêne pas l'action dépolarisante de l'électrode D . Dans le cas figuré sur notre schéma, lorsque l'électrode D est étroite, nous observons des pulsations qui sont au début synchrones sur les points B et C , mais qui se décalent rapidement de sorte que bientôt on enregistre en B et en C des fréquences très différentes. Nous donnons dans les figures 38 et 39 un exemple de décalage progressif. Si, au contraire, nous prenons une

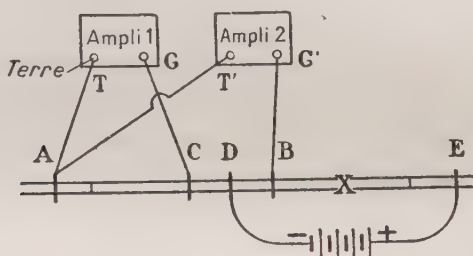


Fig. 37. — Dispositif d'enregistrement double de l'onde négative en deux points B et C . Les pulsations sont engendrées par l'électrode D . On introduit une onde supplémentaire en excitant en X .

électrode large, les deux systèmes pulsants enregistrés sur C et B sont synchrones. Une grave objection que l'on pouvait nous faire contre l'interprétation que nous donnons de l'origine des deux points pulsants, est que l'un des systèmes pulsants ne naîtrait pas au point D , mais entre D et E , à la paroi qui sépare les deux cellules. C'est à cette place, perpendiculaire aux lignes de force du courant électrique, que pourrait se créer une dépolarisation secondaire. Mais cette objection tombe étant donné que les premières réponses sont rigoureusement synchrones, ce qui ne pourrait avoir lieu si le point d'où elles naissent n'était pas placé entre B et C , car alors on devrait observer l'arrivée de l'onde sur l'électrode C avant son arrivée sur l'électrode B . Il faut un certain temps en effet pour que l'onde parcoure le segment CB , car si au point X nous exci- tons l'entre-nœud nous observons un retard appréciable entre le moment où l'onde atteint C et celui où elle atteint B . Il était très intéressant de voir comment se comportaient les

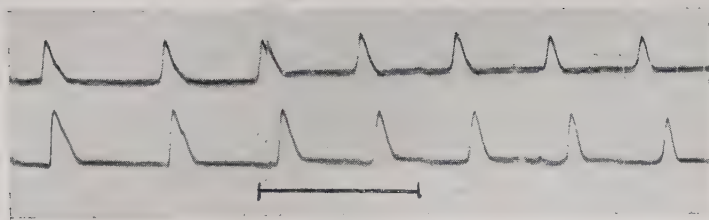


Fig. 38 et 39. — Deux exemples de désynchronisation graduelle lorsqu'on provoque les pulsations par le courant constant avec une électrode étroite.

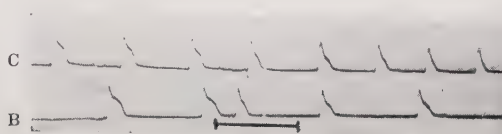


Fig. 40. — Cas de deux systèmes pulsants désynchronisés. Décalage du système B sous l'influence d'une excitation supplémentaire, sans action sur C.

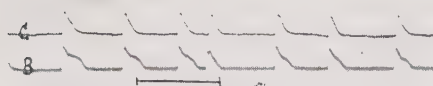


Fig. 41. — Cas de deux systèmes pulsants synchrones. Décalage sur les deux systèmes quand on introduit une onde supplémentaire.

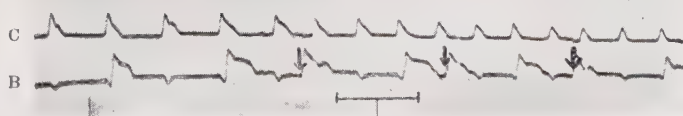


Fig. 42. — Rythme simple en C, dédoublé en B. Décalage des ondes par excitation supplémentaire du côté B.

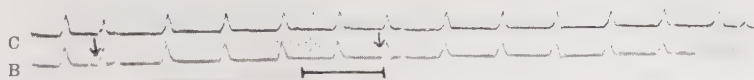


Fig. 43. — Resynchronisation des deux systèmes par l'action d'un léger courant positif. L'introduction d'une onde supplémentaire décale les deux systèmes.

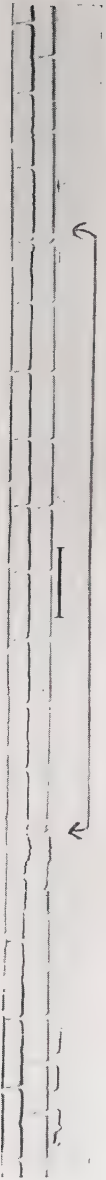


Fig. 44. — Exemple de synchronisation de deux systèmes hétérochrones sous l'influence d'une légère polarisation positive, agissant pendant le temps compris entre les deux flèches. Le trait noir représente une minute.

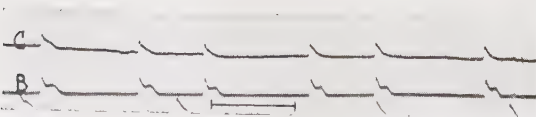


Fig. 45. — Exemple de pulsations sur deux rythmes, synchrones sur les deux électrodes.

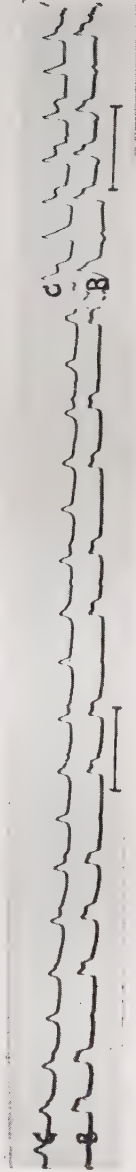


Fig. 46. — Deux exemples de suppression périodique d'une onde sur l'électrode B.

Fig. 47.



Fig. 48. — Décalage périodique du rythme C par les pulsations du système B.

deux systèmes pulsants lorsqu'on excitait l'entre-nœud en *X*. Plusieurs cas peuvent se présenter :

1° *Les deux systèmes pulsants sont indépendants.* — Dans ce cas, l'introduction d'une onde supplémentaire décale le système pulsant enregistré sur *C*, mais ne décale pas celui qu'on enregistre sur *B*. Parfois cependant on peut observer un léger raccourcissement dans l'intervalle des deux pulsations du système *B* (fig. 40, pl. V) qui suivent le moment où l'on a porté l'excitation.

2° *Les systèmes B et C sont dépendants l'un de l'autre.*

a) Les systèmes *B* et *C* sont rigoureusement synchrones. Dans ce cas le décalage se produit à la fois sur le système *C* et le système *D*, et il n'y a pas de désynchronisation entre les deux systèmes (fig. 41, pl. V).

b) La coïncidence n'a lieu que pour une pulsation sur deux du système correspondant (voir fig. 42, pl. V). Lorsqu'on introduit une onde supplémentaire le rythme en *B* est décalé, mais non en *C*. Cependant après une onde de *C* où le système *B* n'enregistre rien, les deux rythmes primitifs sont rétablis en *B* et *C*. Dans l'exemple que nous donnons, nous avons pu faire disparaître le bloc existant sur le système *B* en rendant le point *D* légèrement positif (voir fig. 43, pl. V). Lorsqu'on a pu ainsi créer un système pulsant asynchrone au point *D*, on peut synchroniser les systèmes *B* et *C* en rendant positive l'électrode *D* qui a déclenché le système. Voici comment nous avons réalisé l'expérience : nous commençons par faire passer un fort courant, le point *D* étant négatif, puis, lorsque les pulsations deviennent asynchrones, nous arrêtons son action ; le point *D* se comporte alors comme un système pulsant permanent. Si nous renversons le sens du courant et que nous rendons *D* positif nous assistons à la synchronisation progressive des deux systèmes pulsants (voir fig. 44, pl. VI). Lorsqu'on supprime ce courant, la désynchronisation réapparaît aussitôt. Dans l'exemple que nous donnons, nous avons pu répéter 5 fois le phénomène que nous venons de décrire. Si nous répétons l'expérience avec une électrode large, il est possible de produire des systèmes asynchrones, mais il faut alors employer un courant extrêmement fort, ce qui est très préju-

diciable à la préparation, de sorte que pratiquement il n'est plus possible de synchroniser les deux systèmes. Toutes ces expériences peuvent s'expliquer à partir du schéma que nous avons donné sur la forme du gradient au point où l'on dépolarise l'entre-nœud. Suivant que la dépolarisation est plus ou moins poussée, l'un des deux versants du gradient peut commander tout l'entre-nœud, ou bien chaque versant du gradient pulse pour son compte puisqu'ils sont séparés par un bloc infranchissable. Ceci prouve que si deux systèmes sont asynchrones, c'est parce que l'onde née au point *X* n'a pu franchir le point *D* pour agir sur le système que nous enregistrons en *B*. Entre le moment où les deux systèmes sont absolument séparés, et le moment où il n'y a qu'un seul système pulsant, il existe toute une zone où des réactions alternatives sont possibles entre les deux systèmes. Dans ce cas, nous enregistrons des pulsations plus ou moins irrégulières où l'analyse peut, comme nous l'avons montré plus haut, déceler l'existence de deux systèmes pulsants qui s'influencent mutuellement. Dans nos enregistrements c'est au début de l'action du pôle négatif que l'on peut observer le plus souvent ces alternances de fréquences.

Les rapports des systèmes pulsants que nous enregistrons sur *B* et *C* peuvent présenter les complications croissantes suivantes :

1° Les deux systèmes peuvent être parfaitement synchrones, soit avec des pulsations régulières, soit avec des alternatives d'ondes rapides et d'ondes lentes (fig. 45, pl. VI) ;

2° Une pulsation peut manquer sur le système *B*, soit d'une façon accidentelle, soit d'une façon systématique. Les figures 46 et 47 illustrent ce cas. Nous pouvons voir que le temps de conduction entre *C* et *B* tend à s'accroître au bout d'un certain nombre de pulsations ; mais lorsque le décalage dû à l'augmentation du temps de conduction est suffisant, une onde manque dans le système *B* ; l'onde suivante du système *C* qui correspond à ce manque naît plus tôt que la succession normale des pulsations. Ce phénomène se reproduit périodiquement et peut s'expliquer facilement par la difficulté de plus en plus grande qu'éprouve l'onde née en *C* à traverser

la région soumise au courant, si bien qu'elle se trouve bloquée périodiquement. Dans ce cas particulier, le fonctionnement du blocage influence donc le rythme de C ;

3° Il peut y avoir entre C et B une difficulté de conduction telle que l'on enregistre une onde sur B pour deux ondes de C . C'est le cas classique du blocage $1/2$ dont la figure 42 est une illustration ;

4° Les systèmes B et C ne sont pas synchrones, l'un d'entre eux influence périodiquement l'autre sans être influencé par lui. La figure 48 donne un exemple où le système B décale le système C . Nous avons marqué, par une flèche le moment où le décalage se produisait. Le rythme de B , par contre, n'est pas influencé ;

5° Enfin, les deux systèmes pulsants peuvent être complètement indépendants (fig. 38, 39 et 40).

Variation de la fréquence avec l'intensité du courant chez les Characées.

Lorsqu'on provoque des pulsations à l'aide d'un courant voisin du voltage rhéobasique, les pulsations sont très espacées, mais au fur et à mesure qu'on augmente le voltage on les voit se rapprocher de plus en plus. Comme le courant constant modifie l'entre-nœud, si l'on veut inscrire la courbe de la fréquence des pulsations en fonction du voltage qui les provoque, il faut se borner à mesurer cette fréquence sur les deux premières pulsations. On laisse entre chaque variation de voltage l'entre-nœud se reposer pendant environ deux minutes, et les expériences sont faites à intervalles réguliers, de façon que l'application du courant se fasse sur un entre-nœud dans le même état physiologique ; dans ce cas les résultats sont cohérents. Voici la forme de la courbe (fig. 49) que nous avons mesurée : elle débute par une portion rectiligne mais bientôt, pour des voltages d'environ trois ou quatre fois la rhéobase, la fréquence augmente plus lentement que le voltage, pour se stabiliser lorsqu'il atteint 7 ou 8 fois la rhéobase. Lorsque la courbe atteint son plateau, la fréquence est égale à la période réfractaire absolue, ce qui est par définition la limite physiologique de la fréquence des réponses

qu'on peut obtenir pour un tissu. Blinks [19] a pu provoquer un courant d'action en dépolarisant un entre-nœud par un courant de 15 mV. seulement. Comme le courant de repos de la Nitelle est de 150 mV. on voit que ce dernier est égal à 10 fois la rhéobase. La marge entre la rhéobase et le courant

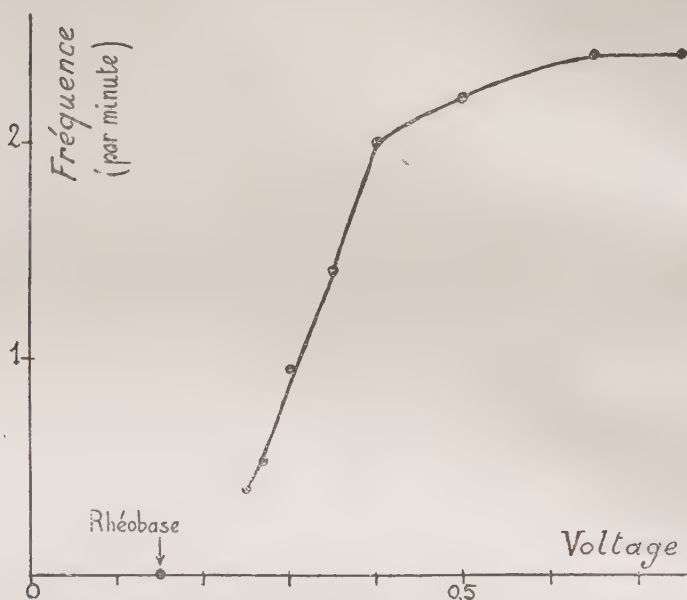


Fig. 49. — Fréquence des pulsations en fonction de voltage.

de lésion est donc amplement suffisante pour expliquer les variations de fréquence par l'action du courant de lésion.

Voici un exemple (fig. 50). de changement de fréquence en fonction du voltage. On peut voir quelle régularité prennent les pulsations dès le changement de potentiel, sans qu'il y ait évolution rapide du rythme comme c'est le cas si on emploie une électrode étroite. Nous avons encadré l'action d'un courant constant de 0,4 V par l'action d'un courant de 0,6 V pour montrer la réversibilité de l'action des changements de potentiel. On peut voir que de 0,6 V. à 0,8 V., la fréquence ne s'est pas beaucoup accrue, parce que nous approchons de la fréquence-limite. L'exemple que nous donnons a été réalisé sur un entre-nœud pris dans une culture de *Chara foetida*, âgée de quelques semaines et faite au laboratoire. La jeunesse

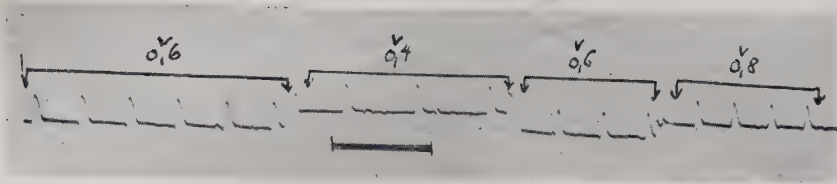


Fig. 50. — Variations de la fréquence des pulsations en fonction de différents voltages du courant constant. Le trait noir placé sous l'enregistrement figure une minute.



Fig. 53. — Action du pôle positif sur une préparation déjà pulsante. L'action du courant est marquée par le trait placé entre deux flèches. Lire de droite à gauche.



Fig. 51. — Action du pôle négatif appliqué sur le point déjà pulsant d'une préparation. Le trait entre deux flèches indique le passage du courant. Le trait noir plus large, placé au-dessous de la figure représente une minute. Lire de droite à gauche.

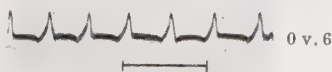
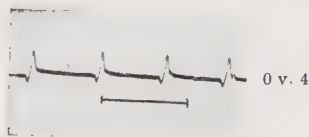
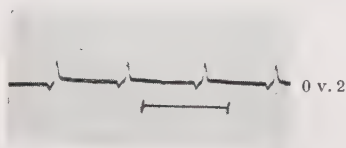
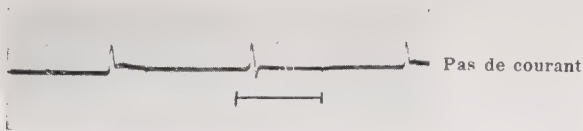


Fig. 52. — Accélération du rythme sous l'influence du pôle négatif d'un courant constant. Le trait noir représente 1 minute.

du tissu doit contribuer, par sa plus grande perméabilité, en diminuant la rhéobase, à rendre le phénomène de ralentissement des pulsations, que les physiologistes anglais appellent « adaptation », beaucoup moins marqué que sur les entre-nœuds âgés.

Action polaire du courant appliqué à une préparation déjà pulsante.

Il était intéressant de voir comment agirait un courant constant, en plaçant l'anode ou la cathode sur un point déjà pulsant.

a) *Action du pôle négatif.* — Si la période des pulsations est plus longue que la période réfractaire absolue, on voit pour un certain voltage le rythme s'accélérer pendant le passage du courant, et reprendre sa valeur normale à la rupture de celui-ci. Ce retour au rythme normal peut se faire soit brusquement soit après un certain nombre de pulsations.

b) *Action du pôle positif.* — Si nous inversons le courant et que par conséquent l'anode soit mise en contact avec la région pulsante, nous voyons au contraire le rythme se ralentir pendant le passage du courant, reprendre son cours normal au moment de la rupture du courant, comme pour le pôle négatif; le retour au rythme normal se fait souvent après quelques pulsations. Si la force électromotrice est suffisante, on peut arrêter le mouvement rythmique, soit immédiatement, soit après un certain nombre de pulsations.

Ces résultats n'ont pas besoin de commentaire, ils sont en plein accord avec l'hypothèse fondamentale.

Nous donnons ci-dessous (fig. 51, pl. VII), un exemple de l'accélération du rythme sous l'influence du passage du courant constant. Sur la figure 51, le trait noir entre deux flèches, placé au-dessus de l'enregistrement, indique le temps pendant lequel passait le courant. On peut voir qu'avant son action, le rythme des pulsations était de une par minute; pendant son passage, il est de deux par minute. Enfin, dès son interruption, le rythme retombe à un peu plus de une par minute, par suite

du léger changement survenu dans le point pulsant dont le rythme tend à s'accélérer légèrement, comme l'indique la suite du graphique. La figure 52, pl. VII, donne l'accélération des pulsations pour différents voltages. Dans la figure 53, pl. VII, nous voyons un exemple de diminution de la fréquence. La fréquence primitive qui était de 2,5 par minute tombe à 1,8 pendant l'application du courant et elle retombe à 2,5 dès qu'il cesse. On peut voir qu'après l'arrêt du courant, les pulsations ne reviennent pas instantanément au rythme de 2,5 par minute, puisqu'il s'écoule 33 secondes entre la pulsation déclenchée par la rupture du courant et la pulsation suivante.

Action du courant constant sur les nerfs. Comparaison avec les Characées.

Nous avons vu que le résultat de l'introduction d'une onde supplémentaire dans un système pulsant avait le même résultat dans le cas du nerf de crustacé et dans le cas des Characées. Il en est de même pour l'influence du voltage sur la fréquence des pulsations des nerfs de crabe. Nous avons, avec

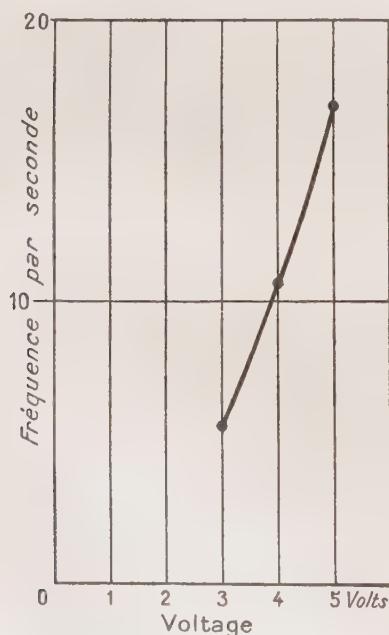


Fig. 54. — Fréquence des battements de l'aile du criquet sous l'influence du courant constant. Le voltage est appliqué au centre moteur des ailes.

A. Fessard [24 et 25] montré l'action du courant constant sur les centres nerveux qui provoquent les battements d'ailes chez le criquet. Lorsqu'on fait traverser leur centre nerveux par un courant constant, on provoque une série de réponses de l'aile qui durent aussi longtemps que l'on maintient le courant fermé. La fréquence des réponses, en fonction du voltage, s'inscrit selon une droite (voir fig. 54).

Malheureusement, lorsqu'on augmente beaucoup celui-ci, les réponses, qui avaient toujours la même forme, deviennent

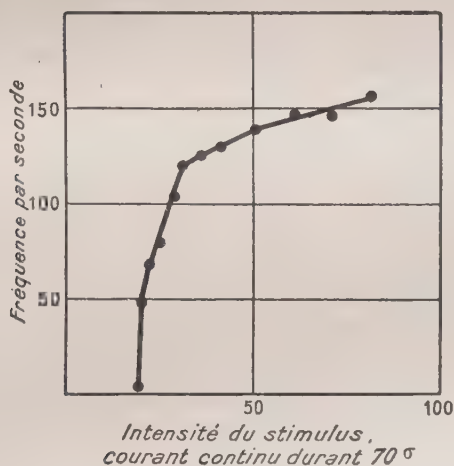


Fig. 55. — Nerf de la pince de *Carcinus Mœnas*, fréquence des potentiels d'action en fonction du courant continu stimulant.

de plus en plus complexes, et fournissent un graphique inanalysable, par suite de l'entrée en jeu de fibres musculaires jusqu'alors inactivées.

Nous n'avons par suite pu mesurer qu'une partie de la courbe des fréquences en fonction du voltage. Jasper et Monnier, étudiant l'action du courant constant sur le nerf de crabe, ont trouvé des résultats analogues pour les pulsations du courant d'action. Voici (fig. 55) (1) la courbe des fréquences en fonction du voltage ; nous pouvons y voir que la forme est tout à fait semblable à celle que nous avons observée chez

1. Emprunté au travail de Jasper et Monnier [26].

les *Chara* (fig. 49). Comme chez ces dernières, la fréquence n'était pas d'emblée régulière au moment de la fermeture du courant, mais elle évoluait de la même façon, c'est-à-dire qu'au moment de la fermeture, les fréquences étaient rapides, tandis qu'au bout de quelques centièmes de seconde les réponses se stabilisaient à une fréquence beaucoup plus basse. La courbe de M. H. Jasper et A. M. Monnier a été obtenue en ne tenant compte que des deux premières réponses comme celle que nous avons calculée sur *Chara*.

Nous voyons donc que l'analogie entre les pulsations électriques des Characées et celles des nerfs sans myéline se poursuit dans ses moindres détails.

C'est ainsi, par exemple, que sur un nerf de crabe que l'on fait pulser à l'aide d'un cristal d'hyposulfite de sodium, l'action polaire du courant constant sur les pulsations est la même que sur les *Chara*. Le pôle négatif accélère les pulsations, le pôle positif les ralentit et peut même les arrêter complètement. Lorsque cesse l'action du courant, le rythme reprend sa valeur normale.

Les résultats que nous avons obtenus dans les expériences que nous venons de décrire nous permettront maintenant de mieux saisir les analogies qui existent entre les pulsations des Characées et le fonctionnement rythmique du cœur.



CHAPITRE VII

ANALOGIES DES PULSATIONS PROVOQUÉES CHEZ LES CHARACÉES ET LES CELLULES ANI- MALES AVEC LES PULSATIONS DU CŒUR

Les contractions du cœur sont précédées, comme on le sait, par une variation électrique négative que l'on peut, dans certaines conditions, obtenir sans qu'elle soit suivie par un mouvement de l'organe. Il est donc légitime de le comparer aux systèmes cellulaires, en se bornant à l'étude des variations électriques.

Ces analogies se remarquent à propos de deux ordres de faits différents :

- 1° l'action que l'on exerce au point même d'où partent les ondes rythmiques qui parcourent le cœur ;
- 2° les actions de blocage exercées entre les oreillettes et le ventricule et réagissant sur la conduction de l'excitation.

1°

A) Nous savons qu'une excitation supplémentaire portée sur le sinus provoque la naissance d'une onde supplémentaire lorsque l'excitation a été faite à un certain moment de la révolution cardiaque. Le rythme naturel reprend à partir de la pulsation supplémentaire. (Comparez aux graphiques, fig. 29.)

B) Reinmuller [27] a montré que le pôle négatif d'un courant constant, appliqué au voisinage du sinus, augmentait la rapidité du rythme, et que, inversement, le pôle positif ralentissait les mouvements du cœur. (Comparez fig. 51, 52 et 53.)

2°

Pour les actions de blocage entre l'oreillette et le ventricule, il y a également un bon parallélisme entre l'action de la compression progressive du sinus sur le rythme du ventricule et de l'oreillette, et l'action du courant constant sur les pulsations des Characées.

Erlanger [28] a observé sur le cœur la gradation suivante :

- a) lorsque la compression du sinus est très faible, on observe un ralentissement du temps de conduction qui est analogue à ce que nous avons signalé (p. 27) sur les Characées et sur le nerf de crabe (p. 43), pour les pulsations qui précèdent le blocage partiel ;
- b) lorsque la compression est un peu plus forte, on observe que le ventricule se contracte une fois pour deux contractions de l'oreillette ; puis, lorsque la compression augmente, une contraction du ventricule correspond à trois, puis quatre contractions de l'oreillette ;
- c) enfin, si la compression continue à augmenter, on voit apparaître un rythme différent sur l'oreillette et le ventricule.

Sur les Characées, nos graphiques marquent l'apparition des mêmes blocages. Récemment, A. Monnier [29] a montré à la suite de plusieurs auteurs, mais avec une meilleure technique, que l'accélération ou le retardement du rythme du cœur, quelle que soit la méthode qu'on ait employée pour l'obtenir, étaient accompagnés d'une variation du courant de repos. D'après cet auteur, la variation de polarisation précéderait la variation du rythme cardiaque et il rapproche ces expériences de celles qu'il a réalisées avec Jasper sur le nerf de crabe. On se souvient que, dans celle-ci, le rythme des pulsations dépendait de la polarisation du point générateur ; il en est de même, comme on l'a vu, chez les Characées.

De cette comparaison, et si nous acceptons les conclusions de A. Monnier, il ressort qu'il y aurait identité entre le mécanisme des pulsations du cœur et les pulsations cellulaires.

CHAPITRE VIII

RYTHMES COMPLEXES CHEZ LES CHARACÉES COMPARAISON AVEC LES TISSUS ANIMAUX

Rythmes complexes chez les Characées.

Dans certains cas les pulsations rythmiques ne se présentent pas aussi simplement que nous l'avons décrit précédemment. Ceci est particulièrement frappant lorsqu'on expérimente sur des entre-nœuds de Characées ayant subi l'action d'une solution de NaCl. On observe alors, pour une excitation intense et pas trop brève :

1° une variation lente (fig. 56, pl. VIII) durant environ 25 secondes ;

2° superposée à cette onde lente, une série de réponses plus rapides ; il est facile sur notre figure d'en distinguer 5.

Si l'on fait agir un courant constant, on peut obtenir des réponses rythmiques classiques dont nous donnons un exemple figure 57, pl. VIII où elles sont espacées de 58 secondes, ce qui est un rythme tout à fait normal ; mais chacune de ces réponses se compose elle-même d'un complexe formé d'une onde lente qui dure environ 30 secondes et d'un ensemble de 3 ondes rapides durant 20 secondes.

Nous sommes donc en présence d'un système, dont cha-

Dans ce chapitre nous n'avons pas pu tenir compte des beaux travaux de W. J. V. Osterhout et S. E. Hill parus dans le *Journal of general physiology* (35), notre manuscrit étant à l'impression lorsque nous en avons eu connaissance, ces auteurs aboutissent de leur côté à des résultats tout à fait semblables, cependant ils ne paraissent pas s'intéresser particulièrement au point que nous traitons dans ce chapitre.

que pulsation est constituée par de petites pulsations rapides superposées à une pulsation lente.

Sur la figure 56, nous observons que les pulsations du système rapide s'espacent de plus en plus en diminuant de hauteur : c'est ce que les physiologistes anglais appellent le phénomène d'adaptation. Tout se passe comme si l'excitation ne provenait pas d'une onde brève, mais comme si l'on avait fait passer un courant constant en employant une électrode étroite. L'onde lente, par sa forme en plateau, donne à la différence de potentiel l'apparence d'un courant constant, comme si l'onde lente engendrait la série des pulsations rapides. Un fait important qui milite en faveur de cette hypothèse, c'est que par excitation brève et d'intensité moyenne, on peut obtenir une seule réponse rapide que n'accompagne aucune onde lente. On peut répéter l'excitation efficace sur un rythme analogue à celui des ondes rapides et l'on obtient le même nombre de réponses que sur le graphique complexe, c'est-à-dire 5 réponses, et seulement 5. Dans d'autres préparations, l'onde lente est à peu près inexistante et l'on ne peut pas obtenir de réponse complexe par excitation brève. En maintenant le courant fermé, on obtient une deuxième et une troisième réponse, mais dans ce cas les ondes sont beaucoup plus brèves que dans le cas classique, puisque les intervalles compris entre les ondes sont de l'ordre de quelques secondes, alors que, dans nos pulsations sur les entre-nœuds normaux, l'intervalle moyen des pulsations est d'une quarantaine de secondes. Nous donnons un exemple figure 58 de deux (A), de trois (B), de cinq (C) réponses. Dans un travail précédent, nous avons déjà reconnu (D. Auger [29 bis]) dans la réponse normale l'existence de deux ondes, l'une rapide, l'autre plus lente, que nous avons attribuées à la fermeture du courant local à l'extérieur de la vacuole pour l'onde rapide et à l'intérieur pour l'onde lente. La différence entre les durées de ces deux ondes serait due à une différence de constitution entre la couche de protoplasme en contact avec l'extérieur et celle qui est en contact avec la vacuole : l'onde rapide serait originaire de la couche externe et l'onde lente de la couche interne W. J. V. Osterhout [30] a émis récemment une hypothèse analogue, mais beaucoup plus complète : il admet trois couches



Fig. 56. — Pulsations complexes provoquées par excitation brève sur un entre-nœud de *Chara* ayant subi l'action de l'eau salée. Le temps est marqué en secondes.



Fig. 57. — Pulsations complexes provoquées par le courant constant sur un entre-nœud traité de la même façon qu'en 56. Le temps est marqué en secondes.

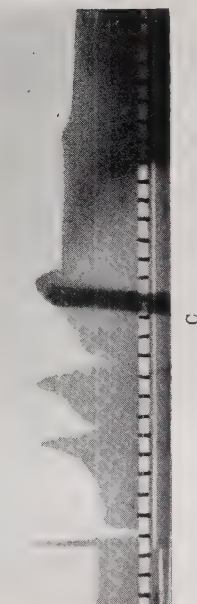
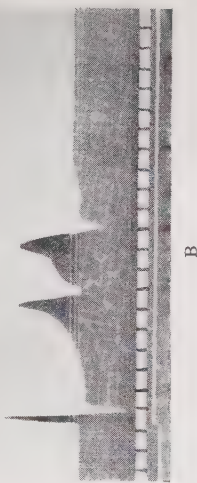
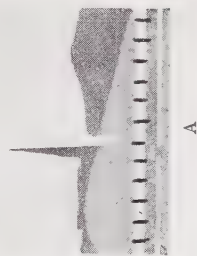


Fig. 58. — Exemple de 2, de 3, puis de 5 ondes, suivant l'intensité du courant constant. Le temps est marqué en secondes.



Fig. 59. — Onde monophasique complexe
obtenue sur *Chara*.

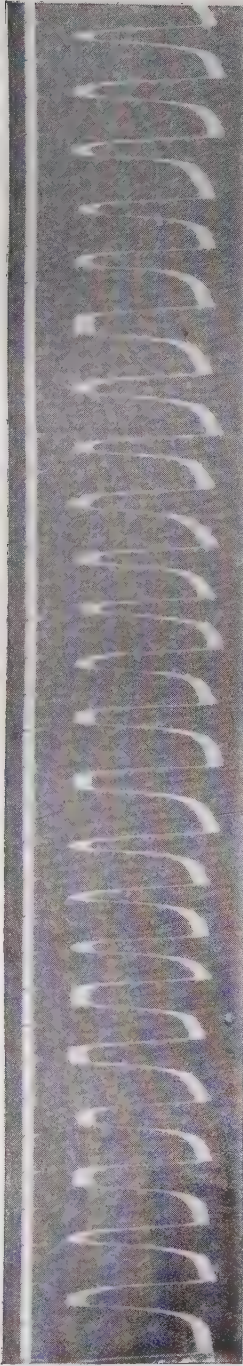


Fig. 61. — Mouvements rythmiques spontanés de la patte de Hanneton décapité. Mouvement de flexion.
Le temps est indiqué en secondes.



Fig. 60. — Train isolé d'influx, provenant de l'activité spontanée, doublement périodique, d'un nerf isolé de *Maia squinado*. Temps en 1 100^e de sec.

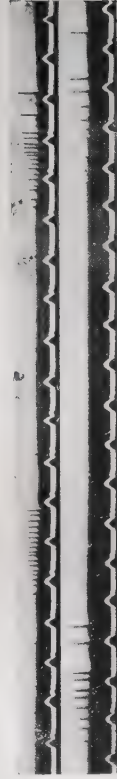


Fig. 62. — Influx moteurs enregistrés dans la jambe d'un Hanneton décapité pendant qu'ont lieu des mouvements rythmiques du tarse. Effets d'une polarisation cathodique (en haut) ou anodique (en bas) du ganglion correspondant. Le temps est indiqué en 1/5^e de seconde.

dans le protoplasme : une couche *Y* riche en ClK , une couche *W* pauvre en ClK , puis de nouveau une couche *X* riche en ClK . Au début du courant d'action, il y aurait un mouvement d'ions K vers l'extérieur, puis un retour du potentiel se produirait au moment où les ions K^+ commencent à diffuser de la couche *Y* vers la couche *W*. Puis de nouveau le potentiel tendrait à devenir plus négatif lorsque les ions K^+ de la couche *X* commencent à diffuser vers la couche *W*. Enfin, le potentiel revient au zéro lorsque les ions K^+ de la couche *X* commencent à diffuser vers la vacuole. L'action de ClNa aurait dans l'hypothèse d'Osterhout pour effet principal de rendre les couches *Y* et *X* indépendantes l'une de l'autre, alors qu'à l'état normal l'excitation de la couche *Y* entraîne nécessairement la mise en action de la couche *X*. De plus, le sel aurait une action plus particulièrement marquée sur la couche *Y* que sur la couche *X*. On peut aussi penser que l'effet du sel serait principalement de diminuer beaucoup la réponse lente de la couche *X*, de sorte que l'onde rapide de la couche *Y* apparaîtrait à l'état pur. On peut reconnaître souvent dans les ondes normales une série d'accidents (voir fig. 59, pl. VIII *bis*) qui seraient des ondes rapides que nous avons décrites plus haut, mais presque complètement noyés par l'onde lente et par suite indistincts. Ces ondes à plusieurs sommets pourraient difficilement être expliquées si l'on n'admet pas une répétition du courant d'action de la couche *Y*. En tous les cas, ce qui nous importe, c'est que les ondes rapides ont obligatoirement pour support une onde plus lente et que lorsque cette onde lente manque, on ne peut obtenir qu'une seule réponse pour une excitation brève.

Rythmes complexes dans les tissus animaux.

Les rythmes complexes de courant d'action ont été étudiés plus particulièrement par E. D. Adrian [31] et F. J. J. Buyten-dijk sur le cerveau du poisson rouge et Adrian [32] sur la chaîne ganglionnaire du dytique. Ils ont montré l'existence, dans ces centres, de variations de potentiel lent qui induisent dans les nerfs qui en dépendent une série de réponses plus ou moins régulièrement espacées. Travaillant avec A. Fes-

sard [33] sur les nerfs de crustacés, nous avons trouvé sur *Maia squinado* et *Carcinus moenas* : 1° des trains d'ondes régulièrement espacés qui indiquent la périodicité du rythme qui a donné naissance à ces pulsations ; 2° en déplaçant l'électrode réceptrice (voir fig. 60, pl. IX) et dans certaine régions, des ondes lentes accompagnées de décharges rapides qui ont la même périodicité que les trains d'ondes.

Quelle que soit l'explication de ces variations lentes, on peut en déduire que les phénomènes étudiés dans les centres par E. D. Adrian et F. J. J. Buytendijk ne sont pas spécifiques au centre nerveux, mais qu'il s'agit d'une propriété protoplasmique fondamentale. Le fait que ces phénomènes lents apparaissent dans des préparations dont les axones sont dépourvus de myéline indique peut-être que la communication plus facile d'axone à axone est la base de ce phénomène : la masse protoplasmique constituée par l'ensemble des axones serait alors capable de pulser sur un rythme lent. Il est frappant de voir comme il est difficile d'obtenir, par excitation électrique, l'entrée en jeu progressive des différents axones : la préparation fonctionne alors selon la loi du tout ou rien, comme un muscle cardiaque, et la périodicité lente serait alors due à une dépolarisation globale de l'ensemble axonique qui fonctionnerait comme un gigantesque nerf au point où la lésion a dépolarisé la préparation.

Le phénomène que nous venons d'étudier est tout semblable à celui que nous avons observé sur les préparations d'entre-nœuds de *Chara*. Dans les deux cas, les groupes d'ondes rapides sont provoqués par une vague de dépolarisation lente qui peut jouer un rôle analogue au passage d'un courant carré de durée plus ou moins longue et régulièrement espacé.

Les mouvements rythmiques des appendices d'insectes décapités qui sont décrits depuis longtemps rentrent très probablement dans la même catégorie que le phénomène que nous venons de voir sur *Maia squinado*. P. Rijlant en [33], étudiant les électromyogrammes spontanées chez l'hydrophile, après décapitation, remarque que ces mouvements se produisent par l'alternance des muscles fléchisseurs et extenseurs du même côté de la patte, et se contrarient dans la patte

symétrique. Ceci rappelle le réflexe de Sherrington sur les vertébrés ; mais ce fonctionnement n'est pas obligatoirement celui de tous les mouvements rythmiques des centres d'insectes. Sur le hanneton décapité, nous avons obtenu, avec A. Fessard [28], des mouvements rythmiques d'un seul segment de la patte, dus au seul muscle fléchisseur. Ce phénomène continue même quand on a isolé complètement le ganglion qui correspond à la patte. La fréquence est de l'ordre de 36 par minute, comme on peut le voir sur un enregistrement de la figure 61, pl. X, qui représente le mouvement de la patte par enregistrement photographique de son ombre. Nous donnons un exemple d'électrômyogramme des influx qui se présentent par groupes séparés par des repos complets, comme dans le nerf de *Maia squinado*. Sur une telle préparation, il était intéressant de voir l'effet du courant constant. L'action polaire est la même que sur les pulsations simples du nerf de crabe. La figure 62, pl. IX, représente le ralentissement du rythme sous l'influence du pôle positif. On peut voir que, non seulement les groupes sont plus espacés, mais encore qu'à l'intérieur de chaque groupe la fréquence des influx est ralentie. Si nous rapprochons ces expériences de celles d'Adrian sur les centres nerveux, on peut en induire que les ondes de dépolarisation lente suivent très probablement les mêmes lois que les pulsations simples que nous avons examinées jusqu'ici.

Nous avons vu, pour l'étude des rythmes complexes, de même que pour le cœur et les autres systèmes pulsants, l'importance du rôle de la polarisation. Le courant constant étant le mode d'action le plus facilement dosable, soit pour provoquer les pulsations, soit pour en régler la fréquence, il nous a paru nécessaire d'étudier l'action de ce courant : 1° sur la différence de potentiel que l'on peut établir entre une électrode négative et la portion voisine du tissu non soumise au courant ; 2° sur la répartition du potentiel le long du tissu.



CHAPITRE IX

VARIATIONS DU POTENTIEL LE LONG D'UN ENTRE-NOEUD PENDANT LE PASSAGE D'UN COURANT CONSTANT

Nous avons fait porter notre expérimentation d'une part, sur la différence de potentiel que l'on pouvait établir entre le point soumis au courant et un point voisin, et d'autre part, sur la répartition du potentiel le long de l'entre-nœud.

Voici comment nous avons opéré :

Deux électrodes *A* et *B* (fig. 63) sont reliées, d'une part, à

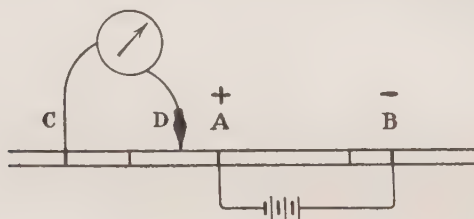


Fig. 63. — Schéma du dispositif destiné à mesurer le potentiel le long d'un entre-nœud de *Chara* soumis à l'influence du courant constant.

C = électrode fixe.

D = électrode mobile.

A et B = électrodes du courant constant.

un réducteur de potentiel, pouvant fournir des voltages de 0 à 2 volts, fractionnables par vingtièmes de volt, et d'autre part, mises en contact avec la préparation. L'une, *A*, est placée vers le centre de l'entre-nœud ; l'autre, *B*, est placée sur l'entre-nœud qui suit immédiatement à droite celui qu'on étudie. C'est la même disposition que celle que nous avons adoptée pour faire naître des pulsations par le courant cons-

tant. Deux autres électrodes sont reliées à l'amplificateur ; elles serviront à mesurer le potentiel le long de l'entre-nœud. L'une, *C*, est mise sur l'entre-nœud qui suit immédiatement à gauche celui qu'on étudie, et servira d'électrode de référence. L'autre, *D*, est formée d'un fil d'argent attaché à un fin pinceau à aquarelle. Cette électrode permet de créer un contact étroit à la surface de la préparation, et peut être déplacée sans irriter l'entre-nœud.

1° Influence de l'écartement des électrodes sur la différence de potentiel :

Lorsqu'on ferme le circuit du courant constant, *A* étant positif, et que l'électrode *D* est mise en contact avec l'entre-nœud au point *A*, on observe une certaine déviation, et, si l'on inverse le courant en gardant la même disposition, la déviation est deux fois plus faible lorsque *A* est négatif au lieu d'être positif. Une pareille dissymétrie entre l'action du pôle positif et celle du pôle négatif a d'ailleurs été observée déjà sur le nerf ; elle est probablement due à une propriété de perméabilité sélective de la membrane protoplasmique, puisque, lorsqu'on tue l'entre-nœud, la déviation devient égale pour les deux pôles.

Si maintenant nous plaçons l'électrode *B* à 1 cm. de l'électrode *A*, la déviation, pour un même voltage, est plus faible que lorsque *B* est à 2 cm. Le gain ainsi réalisé peut aller jusqu'à 1/4 de la déviation totale. On a donc un intérêt réel à éloigner les électrodes lorsqu'on veut provoquer des pulsations par le courant constant. Sur les nerfs le même phénomène a été observé et on l'explique par la neutralisation relative du potentiel négatif par le pôle positif dont l'action se fait sentir jusqu'à son voisinage. Il nous semble que la même explication est valable pour le cas des Characées.

2° Si maintenant nous prenons successivement une électrode étroite et une électrode large, nous pouvons noter, en fonction du voltage du courant constant, l'effet de chacune sur la différence de potentiel entre *C* et *D*. Nous donnons (fig. 64) le résultat de cette expérience. Nous avons poursuivi notre courbe, pour les deux électrodes, jusqu'au moment où l'on voyait apparaître quelques pulsations. On voit tout de

suite (fig. 64) que la différence de potentiel croît beaucoup plus lentement pour l'électrode étroite que pour l'électrode large. A 0,7 V nous obtenons déjà des pulsations pour l'électrode large (*L*), tandis que pour l'électrode étroite (*E*), il a fallu pousser le voltage jusqu'à 1,8 V, mais les pulsations se sont déclenchées pour les deux électrodes lorsque la différence de potentiel dans la dérivation *CD* a atteint à peu près le même niveau. La différence de potentiel apparaît donc

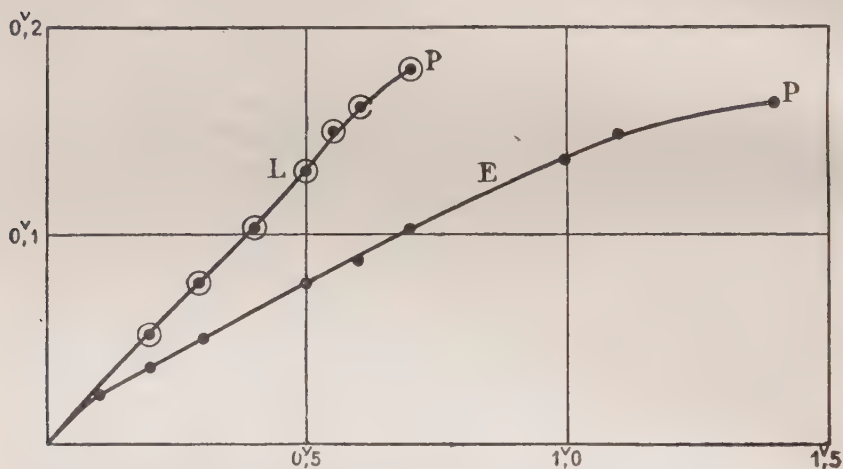


Fig. 64. — Voltage dans le circuit dérivé pour différentes valeurs du potentiel appliqué à l'entre-nœud. En *L*, électrode large. En *E*, électrode étroite.

comme un facteur important pour le déclenchement des pulsations.

Au cours de cette expérience, nous avons observé, sans le mesurer, un phénomène assez frappant. Lorsqu'on établit une différence de potentiel pour l'électrode étroite, il diminue rapidement pour se stabiliser au bout de quelques minutes à un niveau très inférieur à son niveau initial. Pour l'électrode large, au contraire, cette évolution est très peu sensible, et elle ne devient notable que lorsqu'on opère avec des voltages importants. La courbe que nous avons donnée (fig. 64) a été obtenue lorsque, au bout de quelques secondes, la déviation s'est relativement stabilisée pour l'électrode étroite. C'est ainsi, par exemple, que pour une déviation de 10 divisions avec l'électrode étroite, au bout de 3 minutes la déviation est

tombée à 8, et au bout d'un quart d'heure à 6, alors que pour l'électrode large la déviation ne change pas sensiblement dans le même temps, du moins pour les voltages que l'on emploie lorsqu'on produit les pulsations. C'est très probablement à cette stabilité du voltage pour les électrodes larges qu'est due la régularité des pulsations obtenues avec cette électrode.

3° *Variation du potentiel le long d'un entre-nœud.* — Prenons le cas d'une électrode négative étroite. Nous donnons (fig. 65)

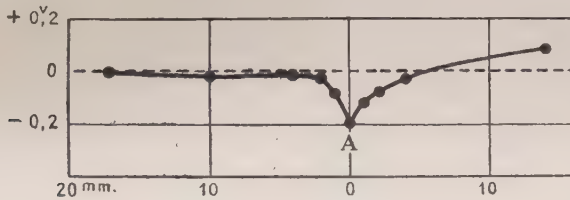


Fig. 65. — Variation du potentiel le long d'un entre-nœud, lorsque l'on fait passer un courant de 0 V,5, appliqué avec une électrode étroite, A.

les voltages notés le long de l'entre-nœud, le voltage aux bornes étant de 0,5 V lorsque l'on place l'électrode mobile, *D*, en différents points de cet entre-nœud. Du côté opposé à l'électrode positive, on peut voir que l'effet du courant ne commence à se faire sentir qu'à 2 mm. de l'électrode A. Au contraire, dans la portion interpolaire, le potentiel baisse plus lentement puisqu'il rejoint le zéro à 3 mm. environ, et devient positif au fur et à mesure que l'on se rapproche de l'électrode positive.

Lorsque l'électrode du courant constant est positive (fig. 66),

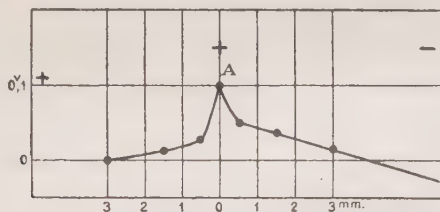


Fig. 66. — Variation du potentiel le long d'un entre-nœud au voisinage d'une électrode positive d'un courant constant.

on obtient une variation inverse du potentiel longitudinal de l'entre-nœud avec une dissymétrie semblable.

Si maintenant nous augmentons le voltage du courant constant, la courbe se déforme et devient celle que nous avons représentée figure 67. La différence de potentiel est plus

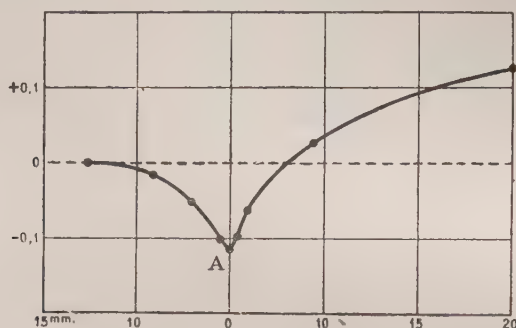


Fig. 67. — Même expérience que dans la figure 65, mais avec un courant de 1 volt.

importante et l'action du courant constant se fait sentir beaucoup plus loin (1 cm. 5) sur l'entre-nœud. Le gradient a donc diminué; de plus, il est plus raide sur le segment interpolaire que sur l'autre versant, par suite de l'influence du pôle positif.

Prenons maintenant le cas de l'électrode large (28 mm.) et faisons la même expérience (fig. 68). Les deux bords de

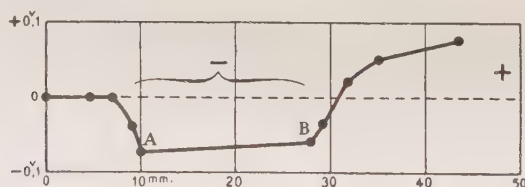


Fig. 68. — Même expérience que dans 65, mais avec une électrode large, A B.

l'électrode sont figurés par A et B. Le voltage appliqué était 0,5 V. Dans la figure 69 nous avons fait la même expérience avec 1 volt. Comme cela avait été déjà le cas pour l'électrode étroite, la pente est plus raide à gauche qu'à droite pour les voltages faibles, tandis que pour les voltages forts, c'est l'inverse.

Mais un effet inattendu apparaît : le bord A est plus négatif

que le bord *B*. Ceci n'est pas un hasard mais un fait constant, dû sans doute à ce que l'influence du pôle positif se fait sentir davantage sur le bord *B* que sur le bord *A*. Cette différence entre *A* et *B* explique peut-être un fait que nous avons cité à propos de l'influence des électrodes sur les pulsations, à savoir qu'il était très rare, même en augmentant beaucoup le voltage, d'avoir deux rythmes différents sur les électrodes placées de part et d'autre de l'électrode large. Il est logique,

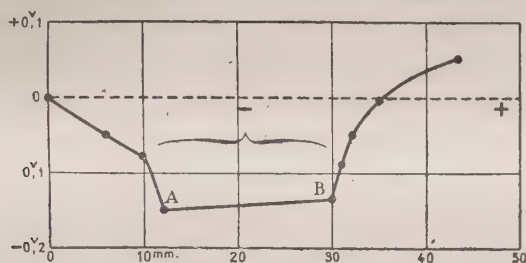


Fig. 69. — Même expérience que dans 68, mais avec un courant de 1 volt.

en effet, de penser que les pulsations partent toujours du point *A* parce que celui-ci est le plus négatif de la préparation. Lorsqu'on augmente le voltage, on ne fait qu'augmenter la négativité de *A* par rapport à *B*, et par conséquent, on n'a toujours qu'un système pulsant. Lorsque le voltage est faible, il n'est pas rare de trouver des alternances de rythme rapide et lent qui peuvent être dues au commandement alternatif des points *A* et *B*. Mais ces alternances sont synchrones sur les deux électrodes placées de chaque côté de *A* et *B* ; il n'y a pas formation de deux centres pulsants indépendants. Il est probable que l'électrode large est incapable de bloquer la conduction entre *A* et *B*, condition nécessaire pour l'existence de deux systèmes pulsants indépendants.

Il était intéressant d'étudier sur *Nitella* l'influence du courant constant sur la répartition du potentiel, puisque Osterhout et Hill n'avaient pas pu obtenir de pulsations par cette méthode. L'électrode étroite ne permet pas, même en éloignant beaucoup les électrodes, d'établir une différence de potentiel comparable à celle que nous avons trouvée chez les Characées. La baisse de potentiel avec le temps, que nous

avons déjà signalée chez les Characées, dans des conditions analogues, est beaucoup plus sensible encore. On observe même un fait qui semble paradoxal, c'est que la déviation pour un courant fort se stabilise à un niveau inférieur à celui qui résulte d'un courant faible. Cependant, on peut expliquer ce fait si on se souvient que L. R. Blinks [34] a noté, à propos des *Valonia*, que le courant tend à passer à travers la vacuole, lorsqu'il devient suffisamment intense. Comme la résistance de cette vacuole est inférieure à celle du protoplasme, l'effet sur la différence de potentiel est le même que si l'on shuntait les deux électrodes. Si nous employons des électrodes larges, au contraire, nous pouvons obtenir une différence de potentiel notable, comme chez les *Chara*. Voici (fig. 70) le résultat

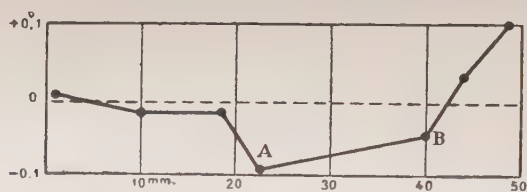


Fig. 70. — Même expérience que dans 69, mais sur *Nitella translucens*.

d'une expérience où l'on établissait une différence de potentiel de 1 volt entre les électrodes. La seule différence avec les expériences faites sur les *Chara*, c'est que la dénivellation entre A et B est beaucoup plus marquée et que la déviation maximum est plus petite. Nous avons pu obtenir quelques réponses rythmiques, alors qu'avec l'électrode étroite, nous n'y avons pas réussi. Malgré l'électrode large, l'évolution de la différence de potentiel se fait rapidement et, par suite, le courant devient très vite inefficace.

Inversion de la répartition des potentiels à la rupture du courant constant.

Il était intéressant d'observer ce que devient le potentiel le long d'un entre-nœud après la rupture d'un courant. On trouve, comme on devait s'y attendre, une inversion des poten-

tiels. Mais ces potentiels sont fugaces et, au bout de quelques minutes, le niveau est de nouveau uniforme tout le long de la préparation. Ceci montre clairement que les pulsations qui naissent à la rupture d'un courant au voisinage de l'électrode positive sont dues à une négativité provoquée par la rupture du courant et que, par conséquent, les pulsations à l'ouverture ont la même origine que les pulsations dues à la fermeture d'un courant à l'électrode négative, c'est-à-dire à une négativité permanente entre un point du tissu et le point voisin. Nous avons, pour plus de sûreté, constaté cette inversion des potentiels en supprimant complètement le contact de l'électrode à travers laquelle passait le courant. Les différences de potentiel constatées sont donc bien celles du tissu et non pas une polarisation des électrodes mêmes.

La variation du potentiel, telle que nous venons de l'étudier, ne peut donner qu'une idée imparfaite de l'effet physiologique du courant constant sur l'entre-nœud. Il faudrait compléter ces indications par l'étude des variations physiologiques le long de l'entre-nœud, comme la rhéobase, la chronaxie et le voltage du courant d'action, ce qui donnerait des renseignements précieux sur les conditions qui déterminent la naissance d'un système rythmique. Lorsque la différence de potentiel, par exemple, a dépolarisé entièrement le tissu en un point, l'onde négative ne peut pas partir de l'endroit où la différence de potentiel est la plus négative. En ce point, en effet, l'entre-nœud ne peut fournir de courant d'action. L'onde partira donc d'une région voisine et, par suite, le gradient efficace sera moins raide que celui qu'on mesure au voisinage de l'électrode négative. De ce fait, lorsqu'on augmente la différence de potentiel, on n'augmente pas *a priori* le gradient efficace.

Effets du courant électrique sur la grandeur du courant d'action chez les Characées. Comparaison avec les tissus animaux.

Nous ne pouvons passer sous silence un fait important connu depuis longtemps en physiologie animale et que nous retrouvons identique sur les tissus des Characées : c'est l'effet d'un courant constant sur la grandeur du courant d'action.

1. Le catélectrotonus a pour effet de diminuer la grandeur de la réponse ;

2. L'anélectrotonus provoque au contraire une augmentation qui peut atteindre jusqu'à 30 % sur les nerfs myélinisés. ;

3. On sait également que l'anélectrotonus comme le catélectrotonus peuvent créer des blocs infranchissables à la variation négative, s'ils sont suffisamment intenses.

1. Nous donnons chez les Characées un exemple (fig. 71, pl. X) de diminution de la hauteur par action du pôle négatif. Nous avons enregistré la variation négative en deux points : en *a* sur notre figure, l'électrode enregistreuse était très près du point où l'on créait le catélectrotonus et en *b* à un centimètre de l'électrode précédente. On peut voir comme, à distance, le pôle négatif a diminué considérablement la hauteur du courant d'action ;

2. L'effet du pôle positif chez les Characées est encore plus marqué que chez les tissus animaux. Dans la figure 72, pl. X, nous donnons en *a* un exemple d'onde normale, puis, on a obtenu l'enregistrement *b* en faisant agir le pôle positif, à un centimètre de l'électrode réceptrice. On voit que la réponse est alors beaucoup plus forte. Si l'on relie l'électrode réceptrice et l'électrode qui crée le courant par une goutte d'eau, on voit en *c* comme la hauteur de la réponse a augmenté. Enfin, en *d*, on a rompu le contact avec la goutte d'eau et l'on voit que le courant d'action reprend sa hauteur primitive.



CHAPITRE X

BLOCAGE DE LA VARIATION NÉGATIVE PAR ACTION D'UN COURANT CONSTANT

Comparaison entre les nerfs et les Characées.

1° Blocage par courant constant sur les nerfs. — Prenons une préparation neuro-musculaire et faisons passer par le nerf un courant constant d'un certain voltage appliqué par deux électrodes *D* et *E* (voir fig. 73); nous pouvons ainsi empê-

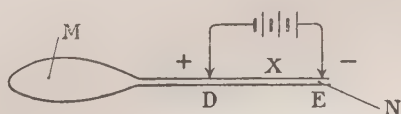


Fig. 73. — Dispositif du blocage de la variation négative sur une préparation neuro-musculaire de grenouille soumise au courant constant.

D et *E*, électrodes du courant constant.

M = muscle.

N = nerf.

Excitation portée en *X*.

cher l'influx engendré par une excitation portée en *X* de franchir le point *D* et de provoquer ainsi la contraction du muscle.

a) Si l'électrode *D* est positive, il suffit d'un faible voltage pour obtenir le blocage ; on peut expliquer ce phénomène si l'on tient compte de la théorie de Hermann ou du circuit local, imaginée pour expliquer la propagation du courant d'action. Nous rappelons que cette théorie admet que, lorsqu'un tissu excitable a donné naissance à un courant d'action, celui-ci peut à son tour, en dépolarisant une région voisine,

faire naître un autre courant d'action, de sorte que, de proche en proche, la perturbation parcourra tout le tissu s'il est homogène. Si le courant d'action rencontre sur son passage une région fortement positive, il ne pourra pas fournir une quantité d'électricité suffisante pour dépolariser cette région et par conséquent il sera bloqué en ce point.

b) Si l'électrode *D* est rendue négative, il faudra, pour obtenir le blocage, un courant beaucoup plus intense que dans le premier cas. On admet alors que la région soumise au courant a été complètement dépolarisée et par conséquent ne peut pas fournir un courant d'action.

2° **Blocage par courant constant sur les Characées.** — Nous avons pu répéter identiquement les expériences décrites plus

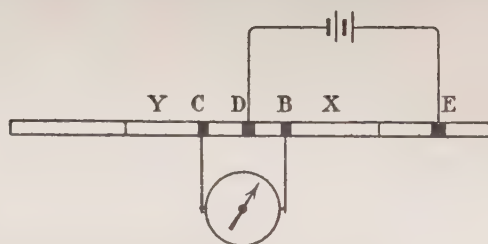


Fig. 74. — Dispositif schématique du blocage de la variation négative chez *Chara*.

En *D* et *E*, électrodes du courant constant.

En *B* et *C*, électrodes réceptrices.

L'Excitation est portée en *X*, à l'aide de deux électrodes non figurées sur le schéma.

haut sur un entre-nœud de *Chara*, en observant comme signe de conduction ou de blocage la présence ou l'absence d'un courant d'action au delà de la région soumise au courant constant. Voici comment on dispose l'expérience : L'électrode chargée de créer le bloc est placée en *D* (voir fig. 74) vers le centre de l'entre-nœud. La deuxième électrode, qui ferme le circuit du courant, est mise en *E* sur l'entre-nœud qui suit immédiatement celui qu'on expérimente. Les deux électrodes réceptrices du courant d'action sont placées en *C* et *B* de chaque côté du point *D*, et suffisamment distantes l'une de l'autre pour que la variation négative qui parcourt

l'entre-nœud fournisse un enregistrement diphasique tel que la révolution du potentiel soit à peu près achevée sur une électrode au moment où l'onde atteint la deuxième.

a) *Action du pôle positif.* — Lorsque le point D est rendu positif, il suffit comme dans le cas du nerf d'une petite différence de potentiel pour empêcher l'onde de franchir le point D . L'enregistrement ne fournit alors qu'une onde monophasique. Si le voltage est juste suffisant pour créer le bloc, on peut observer qu'une excitation portée en X est capable de franchir le bloc, alors qu'en Y l'excitation se trouve bloquée au point D . Nous avons donc un passage préférentiel dans le sens XY .

b) *Action du pôle négatif.* — Lorsque l'électrode D est négative, le bloc est obtenu pour un courant beaucoup plus intense que dans le premier cas. Pour un voltage juste suffisant, on peut encore obtenir un passage préférentiel, mais alors il a lieu dans le sens inverse du précédent, c'est-à-dire YX . Nous avons été obligé d'admettre, pour expliquer certains graphiques complexes résultant de la composition de deux systèmes pulsants, l'existence de blocages préférentiels. Les expériences a) et b) que nous venons de décrire apportent la justification expérimentale de ces blocages, en même temps qu'elles nous permettent d'en préciser la nature. Ce sont des différences de polarisation locale qu'il n'est pas rare d'ailleurs de rencontrer à l'état normal sur les entre-nœuds et dont nous donnons un exemple dans la figure 75, pl. X. En A , nous avons excité de gauche à droite, l'onde n'a pas été bloquée, puisque nous avons un tracé diphasique. En B , au contraire, nous avons excité deux fois de droite à gauche, ce qui nous a donné des ondes monophasiques. Enfin, nous avons encadré l'expérience en excitant de nouveau de gauche à droite, ce qui donne le même résultat qu'au début.

Comment peut-on expliquer de tels passages préférentiels? Ils impliquent évidemment une dissymétrie de la polarisation autour de l'électrode créant le bloc. Or, nous rappelons que nous avons déjà signalé une telle dissymétrie à propos de l'action du courant constant sur les pulsations. Elle se traduisait : 1° par le fait que l'action dépressive du pôle négatif sur

la hauteur du courant d'action s'exerçait à une distance plus grande entre les deux électrodes que de l'autre côté de l'électrode négative ; 2° par la différence de rythme qui s'établissait lorsqu'il y avait création de deux centres pulsants de chaque côté du pôle négatif, celui qui était tourné vers le pôle positif ayant la fréquence la plus basse ; 3° lorsqu'il n'y avait qu'un seul système pulsant, il était de règle qu'à partir d'un certain moment, il apparût vers le pôle positif un rythme dédoublé (fig. 42), alors que, de l'autre côté de l'électrode négative, le rythme était simple.

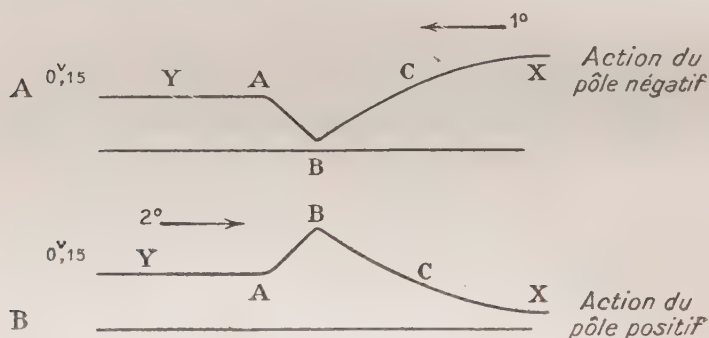


Fig. 76. — Répartition théorique du potentiel le long d'un entre-nœud soumis au courant constant.

En A, action du pôle négatif, blocage dans le sens de la flèche 1.
En B, action du pôle positif, blocage dans le sens de la flèche 2.

Tout ceci peut s'expliquer par la dissymétrie du gradient, moins abrupt du côté de l'électrode positive que de l'autre côté.

Schématisons (fig. 76) le potentiel le long de l'entre-nœud par une droite située à une certaine distance du zéro, et figurant 0,15 V, valeur du potentiel de repos de la cellule. L'action du pôle négatif se traduira par une certaine courbe de dépolarisation, A B C, ayant, d'après notre hypothèse, une partie A B plus abrupte que la partie B C. Si nous imaginons une onde de courant d'action venant de Y vers X, elle pourra atteindre facilement B, puisque le courant d'action peut toujours dépolariser une région moins polarisée que la région qu'il a déjà parcourue. Ceci est une conséquence



Fig. 72. — Action du pôle positif sur la hauteur du courant d'action. En *a*, onde normale avant l'action du courant. En *b*, action du courant à 5 mm. de l'électrode réceptrice. En *c*, on joint par une goutte d'eau l'électrode du courant constant avec l'électrode réceptrice. En *d*, on enlève la goutte d'eau.

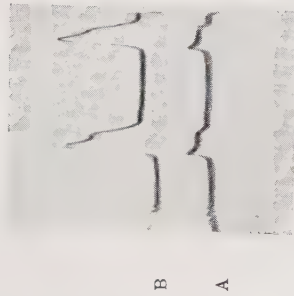


Fig. 71. — Action du pôle négatif sur la hauteur du courant d'action s'exerçant à distance. En *A*, l'onde est enregistrée très près de l'électrode et en *B* à un centimètre de distance.

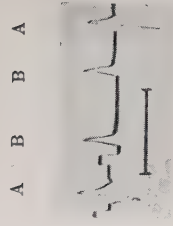


Fig. 75. — Passage de l'onde sur les deux électrodes, dans un sens, en *A*, et blocage sur l'une des électrodes lorsqu'on excite dans l'autre sens en *B*.

directe de la théorie du courant local de Hermann-Lillie, exposée dans notre introduction. Mais, lorsque l'onde aura atteint le point *B*, elle devra dépolariser une région où le potentiel est croissant. Si la pente *BC* est faible, le courant local sera seulement gêné, ce qui se traduira par un ralentissement de la conduction, mais l'onde pourra quand même se propager jusqu'à *X*. Au contraire, l'onde arrivant de *X* vers *Y*, parvenue au point *B*, devra dépolariser une région de gradient abrupt de potentiel. Le courant local ne pourra pas atteindre le seuil et, par conséquent, la propagation s'arrêtera.

Nous avons ainsi un bloc préférentiel dans le sens *XY*.

Imaginons maintenant ce qui se passe lorsque nous plaçons le pôle positif (fig. 62) en *B*, sur l'entre-nœud ; une onde venant de *Y* vers *X* rencontrera la pente abrupte *AB* et sera bloquée, alors que l'onde venant de *X* pourra remonter la pente *CB* et par conséquent atteindra *Y* sans être bloquée, d'où bloc préférentiel tourné dans un sens inverse du précédent, c'est-à-dire *XY*.

Si notre explication est valable, la pente de la variation de potentiel a autant d'importance que la valeur absolue de celui-ci. Or, à propos des pulsations dues au courant constant, nous avons été amené à admettre une dégradation de la pente avec le temps pour expliquer l'évolution rapide du rythme. Nous devons donc nous attendre à voir l'effet de blocage diminuer avec le temps, ce qu'il est facile de constater. Une différence de potentiel qui, au début, était efficace, cesse rapidement d'être une barrière pour le courant d'action, et il faut alors augmenter considérablement le voltage pour retrouver l'effet du blocage. Il y a des cas, cependant, où la stabilisation relative permet une expérimentation de longue haleine.

On peut trouver une explication de ces effets du blocage à partir de la théorie chronologique de M. et L. Lapicque [35], qui ont montré que, lorsque l'excitation passait du nerf au muscle, il pouvait y avoir, sous l'action de certaines substances, un blocage des influx nerveux au niveau du muscle, au moment où la chronaxie du muscle devient environ deux fois plus grande que celle du nerf. Or, nous savons également que le courant constant, appliqué sur un nerf, augmente con-

sidérablement sa chronaxie au point où l'électrode négative est appliquée, mais, comme l'a montré H. Laugier [36] sur un nerf myélinisé, le changement de chronaxie est tout à fait graduel, de sorte qu'il ne peut y avoir de blocage par différence de chronaxie. Au contraire, sur notre Characée, la variation de la chronaxie peut être suffisamment abrupte pour créer un hétérochronisme fonctionnant de la même façon que si deux tissus, de chronaxie différente, étaient en contact l'un avec l'autre.

On comprend que dans ce cas le blocage préférentiel se produit pour le sens où le changement de chronaxie est le plus abrupt.



CHAPITRE XI

PHÉNOMÈNE D'INHIBITION ET DE FORÇAGE DES BLOCS PAR RÉPÉTITION DES EXCITATIONS. ADDITION LATENTE. COMPARAISON AVEC LES TISSUS ANIMAUX

En réalisant les expériences que nous avons citées plus haut, et lorsqu'on augmente graduellement l'intensité du courant constant destiné à créer le blocage, on observe les phénomènes suivants, aussi bien pour le pôle positif que pour le pôle négatif.

1° Si le courant est faible, on voit apparaître une inhibition au point où l'on a placé l'électrode du courant constant, car la première excitation fournit un courant diphasique normal, mais la deuxième, si elle est portée une demi-minute ou une minute après la première excitation, ne fournit qu'une onde monophasique sur la première électrode et ne peut franchir le blocage. Si au contraire, on porte l'excitation nouvelle deux ou trois minutes après la précédente, l'onde franchit de nouveau la zone soumise au courant. Les répétitions sur un rythme donné font donc apparaître un blocage (voir fig. 77, pl. XI).

2° Lorsqu'on augmente suffisamment l'intensité du courant constant, la première excitation que l'on porte sur le tissu bien reposé, ne passe pas le bloc, mais la seconde excitation peut le franchir. Suivant l'intensité du courant constant que l'on fait agir sur l'entre-nœud, deux courants d'action (voir fig. 78, pl. XI) en *A* pôle négatif, en *B* pôle positif) ou trois (voir fig. 79, pl. XI) sont nécessaires pour franchir le bloc. Le phénomène d'addition latente ne se produit que pour des intervalles qui sont égaux ou supérieurs à l'intervalle qui précédemment donnait lieu à deux ondes diphasiques complètes. Il n'y a donc pas là

un fait paradoxal dont le premier stade serait un phénomène d'inhibition, obtenu lorsqu'on répète les excitations, et le second stade un passage, dû également à la répétition des excitations. Ces deux phénomènes ne s'obtiennent pas pour le même rythme des excitations : la sommation exige un rythme plus lent que celui qui précédemment donnait lieu à l'inhibition.

Le phénomène d'addition latente n'est pas analogue à celui que E. Steinach [37] a étudié sur *Nitella* ; cet auteur, en effet, a obtenu une réponse par répétition rapide de chocs d'induction brefs, dont chacun était inefficace s'il était porté isolément alors que, dans notre cas, le phénomène d'addition latente ne se produit pas au point que l'on excite, mais au point où l'on a créé le bloc ; de plus, ce sont les courants d'action qui additionnent leurs effets au voisinage du bloc et non pas les stimulus qui ont provoqué ces courants d'action.

Notre cas, au contraire, a son analogue en physiologie animale dans l'addition latente dans les centres nerveux. On sait que certains réflexes, dits itératifs, ne fonctionnent que si on répète les excitations à une certaine fréquence, et que, dans ce cas, les courants d'action, arrivant au centre, y additionnent leurs effets jusqu'à provoquer le réflexe moteur.

Dans un pareil réflexe, l'influx passe d'un neurone sensitif à un neurone moteur par un troisième neurone intercalaire et c'est à la jonction des deux premiers neurones que se produit le phénomène d'addition latente.

Lapicque [38], dans sa théorie chronologique, a supposé que le passage d'un courant d'action isolé n'était pas possible en raison de la grande différence de chronaxie des deux neurones celle du neurone sensitif étant beaucoup plus petite que celle du neurone intercalaire. La répétition des influx sensitifs peut arriver cependant à exciter le neurone moteur grâce à l'addition des effets de chaque influx.

Or, nous savons que lorsqu'on fait passer un courant constant, la chronaxie change sous les électrodes, comme l'ont montré Cardot et Laugier ; elle est diminuée sous le pôle positif et augmentée sous le pôle négatif. Il est donc possible que les différences de chronaxie entre la partie de l'entre-nœud sans électrode et la partie qui a été modifiée par le

courant soient suffisantes pour réaliser des rapports chronologiques analogues à ceux qui existent entre un neurone sensitif et un neurone intercalaire (1). On aurait pour ainsi dire réalisé une sorte de synapse artificielle qui peut donner lieu à des phénomènes d'addition latente. On peut penser aussi que la répétition des courants d'action peut arriver à vaincre l'obstacle causé par la différence de niveau de potentiel, chaque influx s'avancant un peu plus loin dans la zone perturbée en utilisant la dépolarisation déjà opérée par celui qui l'a précédé.

Certaines expériences montrent, en effet, que le forçage ne se fait pas toujours brusquement, comme le montrent nos précédents clichés, mais, parfois, graduellement. Dans l'exemple que nous donnons figure 80, pl. XII, les deux premières excitations n'ont rien donné sur la deuxième électrode; la troisième a donné une petite onde avortée qui témoigne que la propagation a atteint le voisinage de la deuxième électrode. Enfin, la quatrième onde est typiquement diphasique.

Une expérience de Vedensky [39], qui ressemble beaucoup à la nôtre, donne un résultat identique au premier effet du courant constant que nous avons signalé. Si on altère localement une préparation neuro-musculaire entre le siège de la stimulation et le muscle, par narcose, contact avec une solution fortement salée, élévation de température, ou passage d'un fort courant constant, on observe que les excitations espacées provoquent la contraction du muscle, tandis que les excitations répétées sur un rythme rapide produisent assez vite un relâchement du muscle, qui cesse dès lors de répondre à la stimulation. Si l'on recommence à espacer les excitations, de nouveau le muscle se contracte. Vedensky obtient le phénomène d'inhibition pour des rythmes d'excitation qui mettent hors de cause la fatigabilité possible du nerf au siège excité. Cet auteur interprète le phénomène en disant qu'il a créé sur le nerf une véritable synapse artificielle qui fonctionne comme une termi-

1. Ces changements de chronaxie seraient envisagés comme des chronaxies de subordination. Voir le travail de A. Monnier : Etude expérimentale du Mécanisme physicochimique de la Subordination, *Nerveuse Arch. Intern. de Physiologie*, 1933, v. XXXVII, p. 337.

naison nerveuse. Vedensky avait en effet observé ce phénomène sur une préparation neuro-musculaire et montré que le siège de l'inhibition se trouvait à la jonction du nerf et du muscle.

Wassilief [40] a pu, par des moyens analogues, en faisant agir certains agents chimiques, en particulier une solution de Cl^2Cu , obtenir non seulement le phénomène de Vedensky mais encore, pour un stade d'empoisonnement plus prononcé, la création d'un blocage qui pouvait être forcé par répétition des excitations sur un certain rythme.

Nous voyons que les expériences de Vedensky et de Wassilief sont de tous points semblables aux nôtres, puisque ces auteurs citent le courant constant comme capable de faire naître les états que nous avons décrits sur les *Characées*.

En résumé, nous pouvons voir que les phénomènes d'addition latente chez les tissus animaux se retrouvent chez les *Nitelles* avec des caractères tout à fait analogues. La seule différence, bien entendu, c'est que l'intervalle de sommation pour les tissus animaux est de l'ordre du centième de seconde en moyenne, tandis que chez les *Chara*, il est de l'ordre de la demi-minute au minimum.

Tout ce que nous venons de dire semble nous éloigner de notre sujet, mais ces remarques, au contraire, permettent d'expliquer un fait que nous avons signalé sans en rendre compte lorsque nous avons donné l'analyse de la composition de deux systèmes pulsants. Si on se reporte à la page 55, on peut voir, dans l'exemple *C* de la figure 35, qu'il fallait admettre non seulement l'existence de blocs préférentiels, mais encore, à un certain moment, le forçage de ce bloc avec, pour conséquence, le décalage du second système par le premier.

Nous savons maintenant que le phénomène d'addition latente permet un tel forçage grâce à l'action des différentes ondes qui ont précédé celle qui a pu forcer le bloc.

Il est possible d'expliquer de la même façon les rythmes dédoublés qui prennent naissance sur une préparation déjà pulsante, lorsqu'on applique un courant constant loin de la région d'où partent les ondes. L'enregistrement a été fait en plaçant l'électrode réceptrice au point même où se trouve

l'électrode positive du courant constant. On peut voir (fig. 81, pl. XII) :

- 1° l'effet d'augmentation de la réponse pendant le passage du courant constant ;
- 2° entre les grandes ondes du rythme dédoublé, l'apparition de petites ondes avortées qui témoignent de l'arrivée des courants d'action au voisinage de l'électrode réceptrice, mais qui ne peuvent atteindre celle-ci.

Lorsqu'on rompt le courant constant, le rythme simple se rétablit immédiatement, comme on peut le voir sur le graphique en A. Si l'on rétablit le courant, le rythme dédoublé s'installe de nouveau. On pourrait croire qu'un tel rythme est dû à une récupération incomplète de la région soumise au courant, qui posséderait de ce chef une phase réfractaire beaucoup plus grande que celle de la région pulsante. Mais il faut remarquer qu'au moment de la cessation du courant, une onde d'ouverture est née sous l'électrode et que cette onde, marquée en A sur notre graphique, occupe l'emplacement approximatif d'une onde avortée, ce qui n'est pas compatible avec l'hypothèse d'une région récupérant son excitabilité plus lentement que le reste de l'entre-nœud. Nous croyons que ce rythme dédoublé est la conséquence d'un phénomène d'addition latente tel que ceux que nous avons décrits plus haut, chaque onde avortée préparant le passage de l'onde suivante.



CHAPITRE XII

VARIATION NÉGATIVE GRADUABLE ET NON PROPAGÉE SOUS L'ACTION D'UNE STIMULATION SOUS-LIMINAIRE CHEZ LES CHARACÉES. COMPARAISON AVEC LES TISSUS ANIMAUX

L'excitation d'un entre-nœud avec un voltage inférieur ou à peine supérieur à la valeur du courant d'action étant réalisable, il est possible de recueillir celui-ci au point même où l'on excite, sans être trop gêné par le courant excitateur. Nous avons pensé, avec A. Fessard [41], qu'il serait intéressant d'étudier ce qui se passe lorsqu'on excite avec du courant constant sous-liminaire. Pour une certaine valeur de l'excitation, il se développe un potentiel d'action qui se propage d'une électrode à l'autre en donnant une onde diphasique (fig. 82, pl. XII).

La seule différence avec les expériences classiques de conduction, c'est que la phase ascendante du courant d'action qui se développe sous l'électrode excitatrice est un peu déformée par suite du départ brusque du potentiel qui se confond en partie avec celui du courant excitant. Gasser et Erlanger, en recueillant l'onde négative des nerfs très près de l'électrode excitatrice, ont déjà signalé une déformation semblable. Il est possible également d'obtenir des ondes sous-maximales qui n'obéissent plus à la loi du tout ou rien et qui ne se propagent pas d'une électrode à l'autre. On peut les obtenir : 1° en excitant avec un courant juste sous-rhéobasique ; 2° en limitant la durée d'un courant supra-liminaire. Comme pour les Characées, le développement du courant d'action dure plusieurs secondes, aussi a-t-on le temps de voir celui-ci

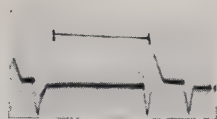


Fig. 77. — Phénomène d'inhibition apparaissant lorsqu'on répète les excitations sur un rythme trop rapide. La 2^e onde a été bloquée sur la seconde électrode. Au contraire, la 3^e excitation a donné une onde qui n'a pas été bloquée, ayant été portée une minute après l'onde précédente. La 4^e onde, de nouveau, est bloquée, ayant été portée trop tôt.

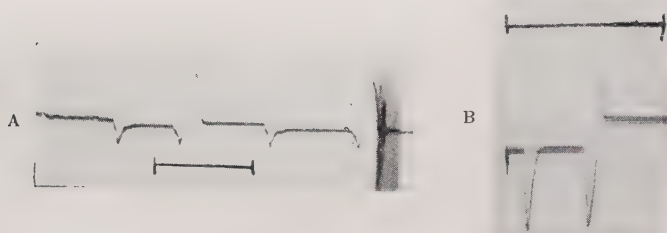


Fig. 78. — Forçage d'un blocage dû à l'action d'un pôle négatif d'un courant constant d'intensité faible. En A, deux courants d'action sont suffisants pour obtenir le passage. En B, même expérience avec le pôle positif.

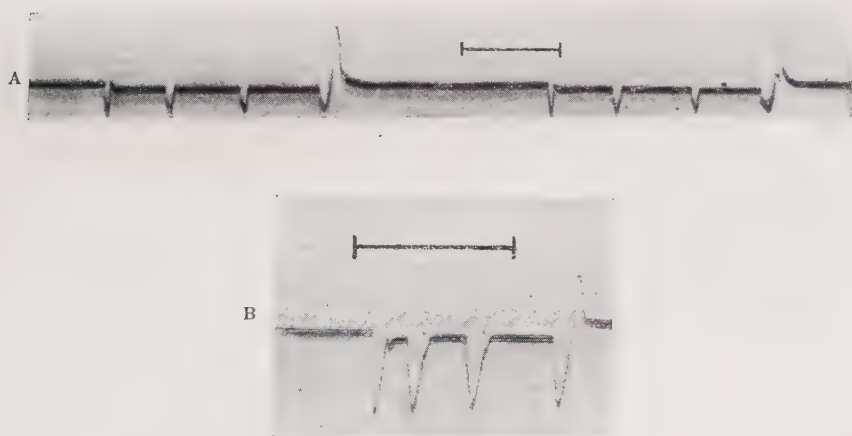


Fig. 79. — Même expérience que fig. 78, mais avec un courant constant plus fort. En A, action du pôle négatif. Trois ondes ont été nécessaires pour obtenir le forçage. En B, même expérience, mais avec le pôle positif.

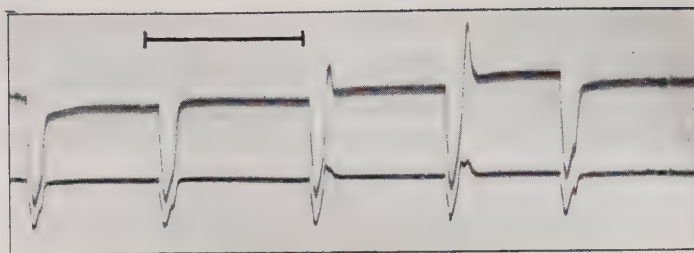


Fig. 80. — Forçage graduel du blocage par répétition des ondes.
Le trait noir figure 1 minute.

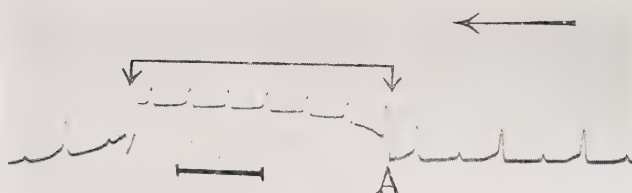


Fig. 81. — Rythme 1/2 provoqué par le pôle positif et enregistré au point même où l'on fait agir le courant. Le trait placé entre deux flèches indique la cessation de l'action du courant. Le trait noir placé sous le graphique représente une minute. Lire de droite à gauche.

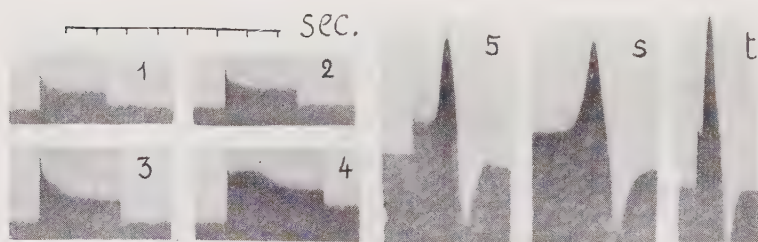


Fig. 82. — Enregistrement de réponses électriques de *Chara* au point excité. En 1, 2, 3, 4, 5, effets de stimulations croissantes juxta-liminales. En s, pulsation spontanée. En t, réponse d'une autre préparation pour un stimulus supra-liminaire.

s'amorcer et de couper le courant excitant avant que l'onde ait atteint son complet développement. On peut ainsi faire avorter la transmission. Différents degrés du phénomène sont représentés en 2, 3, 4 de la figure 82, pl. XII. En 1, le stimulus existe, sans réponse visible. On constate que, lorsque l'onde a atteint un certain développement, inférieur cependant à son développement maximum, il n'est plus possible d'empêcher la transmission. La propagation et la réponse par tout ou rien paraissent donc intimement liées ; mais, nous avons vu que, lorsqu'on faisait pulser une préparation par courant constant, les ondes qui naissent au voisinage de la cathode sont beaucoup plus petites que les ondes normales, et même que les ondes avortées que nous avons vues plus haut. Cependant, ces ondes, comme nous l'avons dit, se propagent normalement. On peut penser, d'après ce qui précède, que lorsque les ondes avortent, ce sont les conditions de conduction qui leur ont manqué et non pas la faiblesse de la différence de potentiel qu'elles développent. Peut-être la notion de gradient de potentiel peut-elle expliquer l'avortement ou au contraire la propagation des ondes suivant que celles-ci rencontrent en face d'elles une variation du potentiel de l'entre-nœud abrupte ou graduelle. En tout cas, quelle que soit la cause de l'avortement du courant d'action, ce phénomène a son analogue sur les tissus animaux, comme Gelfan et Gérard [42 et 43] l'ont montré sur le muscle, où ils ont pu observer des contractions locales qui ne se propageaient pas ; là aussi, la transmission est liée à une réponse par tout ou rien. Ph. Fabre [44], pour des raisons théoriques, a admis qu'un lien de même ordre devait exister pour la réponse nerveuse. Il y aurait donc là une loi tout à fait générale.



CONCLUSION

Résumons brièvement les analogies relevées entre les pulsations des tissus animaux et celles des végétaux :

1° Une lésion permanente fait naître une série de réponses dont la fréquence évolue dans le temps avec la même allure, pour l'appareil électrique de la torpille, pour le muscle et pour l'entre-nœud des Characées ;

2° Une onde supplémentaire introduite dans le système pulsant décale tout le système à partir de la nouvelle onde (terminaisons sensibles, pulsations des nerfs de crabe, cœur et entre-nœud de Characée) ;

3° a) L'action du pôle négatif d'un courant constant engendre des pulsations aussi longtemps qu'on maintient le courant fermé (système nerveux des insectes, nerfs de crustacés, *Chara*).

b) La fréquence en fonction du voltage s'inscrit suivant une courbe analogue (nerfs de crustacés et *Chara*).

c) Lorsqu'on rompt un courant constant, une série de pulsations naissent au pôle positif (même tissus).

d) Sur une préparation déjà pulsante, le pôle négatif augmente la fréquence des pulsations, tandis que le pôle positif la diminue (mêmes tissus et cœur) ;

4° L'existence d'une région où la conduction est gênée, provoque, au delà de cette région, la suppression régulière ou irrégulière d'une ou de plusieurs ondes (cœur, nerfs de crustacés, *Chara*) ;

5° L'existence de deux systèmes indépendants sur une même préparation est liée à l'existence d'un blocage de la

conduction, préférentiel ou absolu, entre les deux régions d'où partent les pulsations (mêmes tissus) ;

6° Des groupements d'ondes régulièrement espacés paraissent liés à l'existence d'une onde négative lente (centres nerveux, nerfs de crustacés, Characées).

Par conséquent :

Malgré la diversité des rythmes et la variété d'origine des cellules sur lesquelles on les observe, les systèmes pulsants montrent une grande unité de comportement.

*
* * *

Au cours de cet exposé, nous avons eu l'occasion d'observer des phénomènes qui, bien que sans rapport direct avec les phénomènes pulsatoires, ont pu rentrer dans le cadre de notre étude, à cause de leur ressemblance chez les Characées et les tissus animaux :

1° L'existence chez les Characées de courants d'action graduables et non propagés, analogues aux contractions locales du muscle ;

2° Des phénomènes d'inhibition observables par répétition des courants d'action sur le nerf soumis à certains agents ; qui se retrouvent sur les entre-nœuds de Characées soumis à un courant constant ;

3° Le forçage, par répétition des courants d'action, d'une zone bloquée, comme dans 2°, mais plus fortement intoxiquée, est également réalisé chez les Characées lorsqu'on augmente l'intensité du courant constant qui crée le blocage.

Un fait important paraît devoir se dégager de cette comparaison : la rythmicité, qui semble l'apanage de certaines cellules ou de certains groupements de cellules douées d'une structure particulière, peut naître d'une façon plus ou moins durable chez un grand nombre de cellules tant animales que végétales, même si ces cellules ne sont pas douées, à l'état physiologique de propriété rythmique. La rythmicité paraît découler de la structure même de la vie et en particulier de

la polarisation cellulaire ; cet automatisme paraît donc d'ordre aussi général que l'existence de courants d'action et de leur conduction. La seule différence qui, à cet égard, semble séparer les phénomènes rythmiques des tissus animaux de ceux des tissus végétaux, c'est la vitesse avec laquelle se déroulent l'ensemble des phénomènes physiologiques.

Si nous reprenons l'heureuse expression que L. Lapicque a traduite d'Engelman, le « temps physiologique » des plantes est, en général, plus long que celui des animaux. Mais ceci ne nous permet pas d'établir une distinction essentielle entre ces deux espèces de tissus. En effet, si nous prenons la chronaxie comme caractéristique générale de ce temps physiologique, nous trouvons que les Characées s'intercalent dans les tissus animaux. Umrath a trouvé, en effet pour *Nitella mucronata*, des chronaxies voisines du $1/10^e$ de seconde et nous-même, sur *Chara foetida*, avons trouvé $1/2$ centième de seconde. Les Characées se classent donc, comme vitesse d'excitabilité, entre le pied d'escargot et l'estomac de grenouille.

Ce qu'il nous paraît important de marquer, c'est que ces phénomènes rythmiques ne jouent aucun rôle connu dans les tissus des végétaux, alors qu'ils tiennent une place si importante dans les tissus des animaux. Il faut donc, pour que la rythmicité puisse jouer un rôle, un groupement de cellules particulières, spécialisées en vue d'une fonction déterminée, comme c'est le cas pour le cœur, par exemple.

Il nous est impossible, dans l'état actuel de nos connaissances, d'expliquer la cause de l'apparition de la structure propre à faire jouer un rôle vital à cette possibilité rythmique inemployée. Ceci, d'ailleurs, sortirait du domaine proprement physiologique pour rejoindre les théories de l'évolution.



BIBLIOGRAPHIE

1. LAPICQUE (L.). — L'excitabilité en fonction du temps. *Les Presses universitaires de France*.
2. HERMANN (L.). — 1897- 1898. *Arch. f. d. ges. physiol.*, t. 67, p. 257 et t. 71, p. 277. .
3. LILLIE (R. S.). — The conditions determining the rate of conduction in irritable tissues and especially nerve (*American Journal of Physiology*, t. 34, p. 414).
4. LILLIE (R. S.). — *Journ. of gen. Physiology*, t. 7, p. 477, 1924.
5. AUGER (D.). — Contribution à l'étude de la propagation de la variation électrique chez les Characées (*Comptes Rendus de la Soc. de Biologie*, t. CXIII, p. 1437, 1933).
6. UMRATH (K.). — Untersuchungen über Plasma und Plasmaströmung an Characeen (*Protoplasma*, t. 9, p. 5776, 1929).
7. AUGER (D.). — Action de la concentration du milieu sur la forme et la vitesse du courant d'action chez les Characées (*Comptes Rendus de la Soc. de Biologie*, t. CXVIII, p. 2118, 1934).
8. OSTERHOUT (W. J. V.) et HILL (S. E.). — Negative variations in *Nitella* produced by chloroforme and potassium chloride (*Journal of general Physiology*, t. 13, p. 459-567, année 1929).
9. UMRATH (K.). — Der Erregungsvorgang bei *Nitella mucronata* (*Protoplasma*, 17, p. 258, 1932).
10. BOSE (J. C.). — The motor mechanism of plants, 1928.
11. ADRIAN (E. D.). — The effect of injury on mammalian nerve fibres. *Proc. of the Royal Soc.*, CVI, B. 1930, p. 596-617).
12. LIPPAY (F.). — Ueber Wirkungen des Lichtes auf quergestreiften Muskel *Fl. Ar.* CCXXII, 5-6, 616-639, 1929.
13. SCHILTZ (E.) et VEIL (C.). — Origine du fonctionnement synchrone et rythmique des fibres d'un muscle empoisonné par la guanidine (*Comptes Rendus de la Soc. de Biologie*, CIX, p. 1190, 1932).
14. AUGER (D.) et FESSARD (A.). — Sur les effets de l'excitation mécanique de l'organe électrique des torpilles (*Bulletin de la Soc. scientifique d'Arcaçhon*, XXVII, p. 30, 1931).
15. — Sur la pulsation propre d'un système neuro-musculaire soumis à certaines excitations anormales (*Comptes Rendus de la Soc. de Biologie*, t. CX, p. 41, 1932).
16. FESSARD (A.). — Les rythmes nerveux et les oscillations de relaxation (*Année Psychologique*, XXXII, p. 49, 1931).
17. VAN DER POL et VAN DER MARK. — Les battements du cœur considérés comme oscillations de relaxation et un modèle électrique du cœur (*L'onde électrique*, VII, p. 365-393, 1928).

18. TSAI. — *Journal of physiology*, t. 73, p. 382-404, 1933.
19. BLINKS (L. R.). — *Journal of gen. Physiology*, XIII, p. 793, 1929.
20. MATTHEWS (B. C.). — The response of a single organ (*Journal of general Physiology*, LXXI, 1, p. 64-110, 1931).
21. AUGER (D.) et FESSARD (A.). — Observations relatives à la réponse rythmique du nerf de Crabe (*Comptes Rendus de la Soc. de Biologie*, t. CXII, p. 868, 1933).
22. AUGER (D.). — Courant d'action rythmique provoqué par le courant constant chez les Characées (*Comptes Rendus de la Soc. de Biologie*, t. CXVII, p. 685, 1934).
23. AUGER (D.) et FESSARD (A.). — Sur l'analyse et le mécanisme de la production des pulsations complexes provenant d'un entre-nœud à Characées (*Comptes Rendus de la Soc. de Biologie*, t. CXVIII, p. 975, 1935).
24. — Recherches sur l'excitabilité nerveuse des insectes (*Comptes Rendus de la Soc. de Biologie*, t. XLIX, p. 305, 1928).
25. — Observations complémentaires sur un phénomène de contractions rythmées provoqué par l'excitation galvanique chez certains insectes (*C. R. Soc. Biol.*, CI, p. 897, 1929).
26. JASPER (H. H.) et MONNIER (A. M.). — Pseudo-chronaxies des systèmes neuro-musculaires des crustacés, dues à la réponse rythmique du nerf (*Comptes Rendus de la Soc. de Biologie*, t. CXII, p. 23, 1933).
27. REINMULLER (J.). — Beobachtungen über Wirkung des konstanten Stromes auf das Herz von Frosch und Salamander (*Pfluger Arch.*, CCXXX, p. 782, 1932).
28. ERLANGER (J.). — Irregularities of the heart resulting from disturbed conductivity (*American Journal of Medical Science*, CXXXV, p. 797-811, 1908).
29. MONNIER (A.). — Etude expérimentale du mécanisme physico-chimique de la subordination nerveuse (*Archives Internationales de Physiologie*, vol. XXXVII, p. 337, 1934).
- 29 bis. AUGER (D.). — Relation entre le courant d'action et la cyclose protoplasmique chez *Nitella* (*Comptes Rendus de la Soc. de Biologie*, t. CVIII, p. 1131, 1931).
30. OSTERHOUT (J. W. V.). — Nature of the current in *Nitella* (*Journal of gen. Physiology*, v. XVIII, p. 215, 1934).
31. ADRIAN (E.) et BUYTENDIJK (F. J. J.). — Potential change in the isolated brain stem of the goldfish (*Journal of Physiology*, LXXI, p. 121-135, 1931).
32. ADRIAN (E. D.). — Potential change in isolated nervous system of *Dytiscus marginalis* (*Journ. of Physiology*, t. 72, p. 132, 1931).
- 32 bis. AUGER (D.) et FESSARD (A.). — Sur l'existence d'une activité rythmique lente et locale de la fibre musculaire et de la fibre nerveuse placée dans certaines conditions anormales (*Comptes Rendus de la Soc. de Biologie*, t. CXIII, p. 1441, 1933).
33. RIJLANT (P.). — *Comptes Rendus de la Soc. de Biol.*, t. III, p. 636, 1923).
34. BLINKS (R. L.). — The variation of electrical resistance with applied potential (*Journ. of general Phys.*, t. 13, p. 793, 1930).
35. LAPICQUE (L. et M.). — Sur le mécanisme de la curarisation (*Comptes Rendus de la Soc. de Biologie*, t. 65, p. 733).

36. LAUGIER (H.). — Electrotonus et excitation, recherche sur l'excitation d'ouverture. Thèse de science, Paris.
37. STEINACH (E.). — Die Summation einzeln unwirksamer Reize als allgemeine Lebenserscheinung, 1908.
38. LAPICQUE (L.). — Principe pour une théorie du fonctionnement nerveux élémentaire (*Revue générale des Sciences*, 15 février 1910).
39. WEDENSKY. — Excitation, inhibition et narcose. Saint-Petersbourg, 1901.
40. WASSILIEF (L. L.). — La portion parabiologique et le centre nerveux.
— Les nouveautés en réflexologie et physiologie du système nerveux (*Moscou-Léninegrad*, édition d'Etat, p. 42-46, 1925).
41. AUGER (D.) et FESSARD (A.). — Sur la variation négative graduable non propagée obtenue par stimulation sous-liminaire d'une cellule végétale (*Comptes Rendus de la Soc. de Biologie*, t. CXVIII, p. 1059, 1935).
42. GELFAN et GÉRARD. — *American Journal of physiology*, 95, p. 412, 1930.
43. GELFAN (S.). — *Journal of physiology*, t. 80, p. 285, 1934.
44. FABRE (P.-H.). — Sur un modèle électrique à propagation par « tout ou rien » propre à la représentation de la conduction dans les nerfs (*Comptes Rendus de la Soc. de Biologie*, CXI, p. 715-717, 1932).
45. OSTERHOUT (W. I. W.) et HILL (S. E.). — *Journal of Physiology*, Nature of the Action Current in Nitella, t. 18, p. 499, 1935.



DEUXIÈME THÈSE

Propositions données par la Faculté :

Vu et approuvé :

Paris, le 14 décembre 1935.

Le Doyen de la Faculté des Sciences,

CH. MAURAIN.

Vu et permis d'imprimer :

Le Recteur de l'Académie de Paris,

S. CHARLÉTY.

